Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Über die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse

(Nach Versuchen an Daphniden)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der
Doktorwürde der Philosophischen Fakultät
der Rhein. Friedrich-Wilhelm-Universität
zu Bonn

von

Hermann Schulz
aus Bad Godesberg a. Rh.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1928

Referent: Prof. Dr. A. Borgert

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
„Zeitschrift für vergleichende Physiologie“ Bd, 7, Heft 3

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung 489

Verhalten der Daphnien

1. Bei Belichtung von unten 492
2. Bei Belichtung von oben 492
3. Bei seitlicher Belichtung 493

B. I. Physiologische Bedeutung des Lichtes im Leben der Daphnien . . 495

1. Einwirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel. 496
2. Einfluß der Ernährung auf die Zahl der Nachkommen 496
3. Einwirkung des Lichtes auf die Fortpflanzung 498
4. Einfluß dauernder Dunkelheit auf das Größenwachstum . . . 506
5. Einwirkung des Lichtes auf die Bewegung 508
6. Einwirkung des Lichtes auf die Verdauung 510
   a) Füllung und Leerung des Darmes 510
   b) Ausnutzung der Nahrung 511
   c) Aufbau und Abbau des Fettes 512

II. Untersuchung der Herztätigkeit 517

1. Erregbarkeit des Herzens durch Lichtreize 521
   a) Einfluß eines kurzen Lichtreizes auf die Herztätigkeit . . 522
   b) Einfluß eines kurzen Dunkelreizes 523
2. Einfluß einer lokalen Belichtung 524
   a) Belichtung des Hauptauges allein. 524
   b) Belichtung des Herzens 525
   c) Belichtung des Hinterendes 525
3. Wirkung dauernder Belichtung 526
4. Wirkung dauernder Beschattung 526
5. Wirkung eines kurzen Lichtreizes 527
6. Wirkung eines kurzen Dunkelreizes 527

III. Untersuchungen an augenlosen Daphnien 528

1. Die Operation 530
2. Untersuchungen an Daphnien ohne Hauptauge 534
3. Untersuchungen an Daphnien ohne Nebenauge 541
4. Untersuchungen an Daphnien ohne Haupt- und Nebenauge . . 543
5. Verhalten völlig augenloser Daphnien (*D. pulex*) gegen U-V. . . 547

C. Zusammenfassung 548

Literatur 550

Eine vergleichende Betrachtung der Bedeutung des Lichtes im Leben der Organismen kann leicht zu einer allzu scharfen Scheidung der beiden Reiche, der Pflanzen und Tiere, führen, da die strenge Abhängigkeit der Assimilation der chlorophyllführenden Pflanzen von der Lichtenergie diesen Organismen wenigstens nach der Seite der Stoffwechselphysiologie hin eine Sonderstellung einzuräumen scheint, während andererseits bei den Tieren mit ihren oft so scharf differenzierten Lichtsinnesorganen die Bedeutung der strahlenden Energie im Reiz- und Sinnesleben ganz in den Vordergrund tritt.

Bei unserer Betrachtung überbrücken sich freilich diese Gegensätze. Ganz abgesehen vom Betriebsstoffwechsel bestehen bei den *Pflanzen* sehr vielgestaltige Beziehungen zum Licht. Wohl bedeutet im Gegensatz zur Wärme das Licht keine allgemeine direkte Wachstumsbedingung für den pflanzlichen Organismus, jedoch benötigt die Pflanze zu ihrem Gesamtgedeihen neben einer bestimmten Menge Wärme auch eine bestimmte Menge Licht, ohne die nicht nur kein Gedeihen stattfindet, sondern jedes Wachstum überhaupt unmöglich ist (Wiesner 1901). So erfolgt die Entwicklung der Sprosse in der Natur nur bei einer bestimmten bei verschiedenen Pflanzen verschiedenen Lichtintensität. Manche Samen keimen garnicht oder schlecht, wenn sie dauernd verdunkelt sind, was auf eine katalytische Wirkung des Lichtes zurückgeführt wird. Lichtpflanzen wachsen dem Lichte entgegen, eine Tendenz, die sich im schwachen Licht stiegert (Etiolement), die Blüten erschließen die Kelche dem Lichte, andere wieder öffnen am Abend ihre Blüten. Belichtung und Verdunkelung wirken als Reiz auf die Spaltöffnungen. Es gibt Pflanzen wie *Helianthus* und *Bidens*, die dem Lauf der Sonne täglich folgen, Blüten von *Rhinanthus alpinus* kommen an den Seiten der stärkeren oder der stärksten Beleuchtung zur Ausbildung, während sie an den Schattenseiten mehr oder minder vollständig verkümmern (Wiesner). Das stärkste direkte Sonnenlicht wird dagegen durch entsprechende Blattstellung abgewehrt; denn überall existiert ein bestimmtes Lichtmaximum, dessen Überschreitung die Pflanze zunächst am Wachstum hindert, später auch tötet.

Weniger deutlich, oder vielleicht bisher nur weniger untersucht, ist die Rolle des Lichtes als allgemeine Lebensbedingung und als wichtiger Faktor im Stoffwechselgeschehen bei den *Tieren*. Es ist aber außer Zweifel, daß das Licht wegen der nicht unbedeutenden Transparenz des tierischen Körpers auch auf tiefer gelegene Gewebeteile einwirkt, wobei nicht nur ein direkter örtlicher Einfluß, sondern auch ein durch Nervenbahnen vermittelter indirekter in Frage kommt. In letzter Hinsicht spielen auch die besonderen Lichtsinnesorgane eine Rolle als Reizüberträger (Raum 1889). Festsitzende Tiere führen wie Pflanzen heliotropische Krümmungen aus, so die Röhrenwürmer *Spirographis Spallanzani* und

Serpula uncinata, desgleichen der Hydroidpolyp *Eudendrium*, indem sie die Längsachse ihrer freien Organe in die Richtung des auffallenden Lichtes stellen (Loeb 1908). Eine Reihe von Tieren zeigt eine Gebundenheit an eine bestimmte Lichtintensität in ihrer Verbreitung. So wäre das gewaltige Wachstum der Riffkorallen, deren Polypen auf ihre symbiontischen Algen angewiesen sind, ohne eine bestimmte Lichtmenge unmöglich. Die in ihnen lebenden Zooxanthellen sind gewissermaßen ein Organ der Tiere geworden. Hingewiesen sei ferner auf die Menge der Planktontiere, deren vertikale Wanderungen mit dem Wachsen und der Abnahme der Lichtintensität gleichen Schritt hält. Die Feststellung von Tiefenwanderungen unter einer jeden Einfluß von Temperaturschwankungen ausschließenden Eisdecke beweist weiterhin, daß diese Erscheinung nicht auf Grund von periodischen Veränderungen der inneren Reibung des Wassers oder sonstiger physikalischer Bedingungen erklärt werden kann, sondern als eine direkte Lichtwirkung aufzufassen ist (Ruttner 1909, Nordqvist 1910/11). *Es steht der phototropisch orientierte Organismus in einem Gleichgewicht zum Licht* (Radl 1903).

Direkte Lichtreizbarkeit hat man für manche glatte Muskelfasern angenommen, doch ist sie nur für diejenige der Iris von Fischen, Fröschen und Salamandern bewiesen. Bekannt ist ferner die direkte Chromatophorenerregbarkeit höherer Krebse. Chromatophoren von *Macropsis* und *Palaemon* sind direkt durch Licht erregbar. Isolierte Hautstücke zeigen bei Belichtung Ausdehnung der Chromatophoren. Bei Tintenfischen soll das Licht durch Vermittlung der Chromatophoren sogar Körperbewegungen auslösen. Geblendete Tiere flohen bei Belichtung der Haut in den Schatten. Augenlose Exemplare benahmen sich der Sonnenstrahlung gegenüber genau so wie normale. Bekannt ist weiter die hochgradige Lichtempfindlichkeit normalerweise augenloser Tiere, auf die unten näher eingegangen werden soll (siehe G. van Rynberk 1906, Bauer, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 16). Wo spezifische Lichtsinnesorgane vorhanden sind, pflanzen sich die Erregungen der Netzhautelemente nach dem Gehirn fort und strahlen von dort in zahlreiche andere Zentren- und Nervenbahnen aus und treiben so den Gesamtstoffwechsel an, was sich besonders auch bei der Entwicklung des Organismus bemerkbar macht. Jedoch ist auch festgestellt worden, daß Frösche, denen die optischen Zentren zerstört wurden, die infolge einer Gehirnoperation auch keine spontanen Bewegungen mehr ausführten, bei Belichtung der Haut mehr Kohlensäure ausschieden als im Dunkeln (Moleschott 1885). Ferner besitzen Frösche, die im Licht aufbewahrt werden, eine größere Reizbarkeit der Nerven und höhere Leistungsfähigkeit der Muskeln, als solche, die unter sonst gleichen Bedingungen dem Einfluß des Lichtes nicht ausgesetzt waren. Beim Kieselschwamm *Suberites domuncula* stieg der Sauerstoffverbrauch von etwa 70 mg im Dunkeln auf 130 mg im diffusen Tages-

licht. Hier tritt die Wirkung des Lichtes im Gesamtstoffwechsel deutlich hervor. Erinnert sei weiterhin an die Sensibilisatorwirkung des Lichtes, wie sie z. B. bei Buchweizenfütterung an weißen Mäusen hervortritt. Während die Tiere dieses Futter in der Dunkelkammer gut vertragen, gehen sie in hellem Tageslicht schnell zugrunde. Hierher gehört weiter die photodynamische Wirkung des Hämatoporphyrins. Dieser Sensibilisator wird von manchen Organismen als normales Stoffwechselprodukt erzeugt, so von einer Reihe von Cölenteraten und Schnecken.

Dauernder Aufenthalt in direktem Sonnenlicht wirkt auf jeden tierischen Organismus schädigend und ist nur bei bestimmten Schutzanpassungen möglich. Lichtstrahlen höherer Intensität (besonders der ultraviolette Anteil) üben einen ungünstigen, hemmenden oder schädigenden Einfluß auf den Zellteilungsvorgang aus. Der Einfluß auf die Haut zum Beispiel im Sinne einer Pigmentablagerung, die als Schutzreaktion aufgefaßt werden kann, ist am allgemeinsten bekannt. Was im besonderen die uns hier beschäftigenden Cladoceren betrifft, so erwähnt schon Leydig (1860), daß sie die direkten Sonnenstrahlen meiden. Nach M. Haak (1917—20) starben Daphnien, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt waren, an den Folgen der Bestrahlung in kurzer Zeit. Zu erwähnen ist auch noch die Einwirkung des Lichtes auf Fermente und Toxine. Neuerdings ist es gelungen durch U-V-Strahlen das aus dem Cholesterin erhaltene Biesterin in Vitamin A überzuführen. Eine Beeinflussung aller dieser Stoffe muß von starkem Einfluß auf den Chemismus der Organismen sein. Die Annahme Keeble und Gambles, daß auch bei Tieren eine echte Photosynthese im Licht unter Beteiligung der Farbzellen der Haut vorkommt, hat sich allerdings nicht bestätigt. Bauer (1912), der dieser Frage eine kritische Studie widmete, nimmt vielmehr an, daß auch hier das Licht lediglich als *reaktionsbeschleunigender* Faktor in Frage kommt, allerdings ganz vorwiegend bei einem bestimmten Teilprozeß, nämlich dem intermediären Fettstoffwechsel (S. 399 ff.). An seine Feststellungen schließen sich die hier mitzuteilenden Untersuchungen an, welche ich auf seine Anregung im Sommer 1926 begann. Für seine stets hilfsbereite Unterstützung sei ihm von Herzen gedankt, desgleichen Herrn Prof. Borgert, als derzeitigem stellvertretendem Direktor des Bonner zoologischen Institutes.

Über die Abhängigkeit der Daphnien von einer bestimmten Lichtintensität liegen im übrigen eine große Anzahl von Untersuchungen vor, die das Verhalten dieser Tiere im Licht näher analysieren. Erwähnt seien hier nur die Arbeiten von Loeb (1908, 1913), Radl (1901), Ruttner (1905, 1909), Hess (1910, 1913), Ewald (1910), Buddenbrock (1915), Becher (1918, 1923), Alverdes (1923, 1924).

Ehe auf die Bedeutung dieser strengen Lichtgebundenheit für die Entwicklung, den Stoffwechsel und das Wachstum der Daphnien einge-

gangen wird, die das Hauptthema dieser Untersuchungen darstellen, seien zunächst einige Versuche erwähnt, die geeignet sein dürften einige Lücken, die bei den bisherigen Forschungen offen blieben, auszufüllen.

Es wäre bei der hohen Lichtempfindlichkeit der Daphnien nicht verwunderlich, wenn das Licht etwa zur *Gleichgewichtserhaltung* ausgenutzt würde, wie es Buddenbrock für Krebse festgestellt hat. Das tatsächliche Verhalten lehrt jedoch, daß sie auf Grund der Lage des Schwerpunktes, der Stabilisierungsflächen und des Antennenschlages auch im Dunkeln ihre normale Stellung einhalten. Trotzdem benutzen sie das Licht zur Orientierung im Raum, wovon man sich leicht durch einfache Versuche vergewissern kann, wie ich sie mit aus verschiedenen Richtungen einfallendem Lichte anstellte.

1. Belichtung von unten.

Anordnung: Ein Versuchsgläschen mit fünf Tieren wird auf den Objekttisch des Binokulars gebracht, darüber eine mattschwarze Papierröhre gestülpt, so daß die Tiere, ohne daß wirksames Licht von oben einfällt, beobachtet werden können. Belichtet wird von unten mit dem Planspiegel.

Ergebnis: Die Tiere schwimmen mit dem Kopf nach schräg vorne, Rücken nach unten zum Gefäßboden, um dort zum Teil mit dem Kopf nach unten mit schräg ausgebreiteten Antennen eine Zeitlang zu verharren oder mit dem Rücken auf dem Boden entlang zu gleiten. Während der Beobachtungsdauer (25—30 Minuten) wurden andere Stellungen nicht eingenommen. Ähnliche Beobachtungen hat Radl (1901) gemacht. Auch nach ihm war diese Orientierung keine vorübergehende. Nach einer 14tägigen Beleuchtung von unten schwammen noch alle Tiere „vielleicht noch besser als anfänglich", mit dem nach oben gekehrten Bauch. Buddenbrock hat ebenfalls an Hand zahlreicher Beobachtungen auf diese Orientierungsfähigkeit hingewiesen und sie als „Lichtrückenreflex" bezeichnet. Außer bei zahlreichen Krebsen ist eine solche Lichtgebundenheit bei einigen Würmern, verschiedenen Insekten und an jungen *Gadus merlangus* nachgewiesen worden.

2. Belichtung von oben.

Anordnung: Das Versuchsgläschen wird von innen völlig mattschwarz ausgelegt. An einer Seite bleibt ein schmaler Beobachtungsspalt. Belichtet wird mit 50kerziger Birne genau von oben in 30 cm Abstand.

Ergebnis: Bei von oben einfallendem Lichte schwimmen die Tiere mit dem Kopf nach oben an die Oberfläche, zum Teil auch etwas schräg mit dem Rücken gegen das Licht eingestellt. Bei Berührung der Oberfläche werden sie beunruhigt, schwimmen nach unten, um dann wieder in gleicher Weise auf das Licht zuzuschwimmen. Werden die lokomotorischen

Bewegungen eingestellt, so tritt ein Absinken der Tiere ein und zwar kommt hier, da der Schwerpunkt ziemlich tief liegt, die passive Gleichgewichtslage bei fast senkrechter Körperhaltung zur Geltung. Der Lichtrückenreflex würde eine Einstellung mit dem Rücken gegen das Licht bewirken. Doch das Bestreben, mit dem Kopf dem Lichte zuzuschwimmen und die Wirkung der Schwerkraft bringen die schräge Stellung zustande. *Es kombinieren sich also bei diesen Tieren Schwerkraft und Lichtwirkung zu einem komplizierten Effekt.*

3. Seitliche Belichtung.

Anordnung: Das mattschwarz ausgelegte Versuchsgläschen wird von oben bedeckt und nur durch einen schmalen Spalt seitlich belichtet, durch den auch beobachtet wurde.

Ergebnis: Die Tiere streben in normaler Lage mit dem Kopf nach schräg oben dem Lichte zu, stellen sich, an der Wand angelangt, zum Teil mit dem Rücken gegen das Licht ein, zum Teil gleiten sie mit dem Rücken an der Wand nach unten oder nach oben, um, sobald sie zur Ruhe gekommen, ihre normalen Hüpfbewegungen mit dem Rücken gegen das Licht aufzunehmen. Diese Versuche bestätigen die durchaus entsprechenden Beobachtungen von Radl im Freien. Wenn die Schwerkraft nicht mitwirkte, müßte bei seitlicher Belichtung ein Teil der Tiere auf dem Kopf, ein Teil normal schwimmen.

Das Licht wird neben der Schwerkraft bei D. pulex also zur Orientierung im Raum und zur Einstellung der Körperachse benutzt.

An dieser Stelle seien einige Versuche erwähnt, die die auch schon von Loeb erörterte Frage klären sollten, ob diese Tiere bei seitlicher Belichtung in ein über ihnen befindliches Dunkelfeld schwimmen. Loeb hatte gefunden, daß die Tiere, wenn man den oberen Teil eines Standzylinders mit einer dunklen Kappe bedeckte, nur bis zum höchsten Punkte des dem Licht ausgesetzten Teils der Röhre emporstiegen und sich hier sammelten.

1. Befinden sich die Tiere im oberen Teil des Zylinders und wird sodann die Kappe bis zum unteren Drittel übergestülpt, schwimmen sie mit dem Kopf nach unten in die belichtete Zone oder lassen sich in diese sinken.

2. Wird der ganze Zylinder verdunkelt, verteilen sich die Tiere im ganzen Gefäß. Bei Belichtung des unteren Drittels sammeln sich alle hier an. Sobald die dunkle Zone erreicht wird, lassen sie sich sinken. In das Dunkelfeld schwimmen sie also bei dieser Anordnung nie.

3. Wird aber statt der übergestülpten Kappe die obere Zone etwa mit einem vorgehaltenen Papier verdunkelt, d. h. dunkler gemacht als das untere Drittel, so schwimmen die Tiere trotzdem nach oben, verhalten sich also nicht nach Loebs Theorie.

Besonders wichtig für die Deutung der Laboratoriumsversuche bei der Beurteilung des phototaktischen Verhaltens der Tiere im Zusammenhang mit der Frage einer aktiven Regulierung der Beleuchtungsverhältnisse in der normalen Umwelt ist die Entscheidung, *ob sich D. pulex bei seitlicher Belichtung unter sonst gleichen Bedingungen genau so verhält wie bei Belichtung von oben.* Die ersten Versuche wurden mit einer großen Menge *D. pulex*, die frisch gefangen waren, im großen Zuchttrog ($25 \times 10 \times 10$) ausgeführt. Die Tiere befanden sich zunächst nicht streng an der Fensterseite, sondern mehr gleichmäßig im Glase verteilt. Wurde nun von der Zimmerseite, also seitlich, mit 50kerziger Birne belichtet, sammelten sich die Tiere schnell an der hellsten Fensterseite. Sobald das Licht nun an die Fensterseite gebracht war, schwammen sie von dieser Seite fort und verteilten sich im Glase. Belichtung von oben — unter Vorschaltung einer Glasplatte — ließ sofort ihre Bewegungen beschleunigen. Alle strebten dem Licht zu. Hess dagegen (Gesichtssinn 1913) schließt aus seinen Versuchen mit helladaptierten Daphnien, daß diese stets positiv reagierten, „einerlei aus welcher Richtung das Licht in das Wasser fällt".

Dieselben Versuche wurden in der 40 cm langen Phototaxiswanne (5 cm breit, 10 cm hoch) angestellt. Außer einer Breitseite waren alle Wände des Troges mit mattschwarzem Hirschtalg ausgelegt. Wurde von der nichtgeschwärzten Seite belichtet, so schwammen auch hier die Tiere jedesmal fluchtartig fort, während bei Belichtung von oben sich alle Daphnien an der Oberfläche am Licht sammelten. Die Tiere konnten so durch die ganze Wanne geführt werden, etwa von der Dunkelseite zur nichtgeschwärzten Wand. Sobald nun von dieser Seite (durch die seitliche Glaswand) belichtet wurde, flohen alle Tiere in entgegengesetzter Richtung, verhielten sich also nun negativ. Diese Versuche wurden häufig und stets mit gleichem Ergebnis wiederholt.

Dieselbe Beobachtung wurde im 40 cm hohen, 5 cm breiten und 10 cm langen Zuchtgefäß gemacht. Ein Teil der Tiere, der an der Zimmerseite schwamm, ging bei seitlicher Belichtung vom Lichte weg, bei Beleuchtung von oben auf die Lichtquelle zu. Die an der Fensterseite sich aufhaltenden Tiere verhielten sich umgekehrt. Sie ließen sich also bei Belichtung von oben sinken, gingen bei seitlicher Beleuchtung auf das Licht zu. Auch bei diesen Versuchen wurde eine Glasplatte von entsprechender Dicke vorgeschaltet, um auszuschließen, daß die Unterschiede im Verhalten auf Abfiltrierung der U-V-Strahlen durch die Seitenwand beruhten.

D. pulex verhält sich also unter sonst gleichen Bedingungen bei seitlicher Belichtung anders als bei der Beleuchtung von oben.

V. Bauer (1909) wies mit Recht auf diese Verhältnisse hin. Er schreibt: „Besonders drastisch ist für diese Betrachtung das Verhalten von *Macropsis Slabberi* v. Ben. Diese Art strebt einer seitlich ange-

brachten Lichtquelle unter allen Umständen zu, ist also positiv phototaktisch. Beleuchtet man sie aber von oben, wie es den natürlichen Verhältnissen im Freien entspricht, so entflieht sie dem hellen Licht durch Untertauchen in die Tiefe." Bauer mußte deshalb die Berechtigung bestreiten, aus den Ergebnissen von Phototaxisversuchen mit horizontal einfallendem Licht ohne weiteres Schlüsse auf das Verhalten der Tiere im vertikalen Lichtgefälle zu ziehen. Je nach der Richtung des einfallenden Lichtes können sich also die Tiere bei gleichem Adaptationszustand entweder negativ oder positiv verhalten. Diese Tatsache ist an sich nichts wunderbares und widerspricht in keiner Weise der Theorie, kommt auch sonst gar nicht selten vor. Die Umkehrung der einen Bewegungsart in die andere ist aber alsdann stets an die Applizierung eines neuen Reizes gebunden, durch den der physiologische Zustand des Tieres derart geändert wird, daß der gleiche optische Reiz nunmehr die umgekehrte Reaktion bewirkt (Buddenbrock 1915). So kann auch ein und dasselbe pflanzliche Organ je nach Umständen positiv oder negativ phototropisch reagieren.

I. Physiologische Bedeutung des Lichtes im Leben der Daphnien.

Welche Bedeutung hat nun für die Daphnien die strenge Lichtgebundenheit, die sich aus ihren phototaktischen Bewegungen ergibt? Suchen sich etwa die Geschlechter in der beleuchteten Zone auf? Vielleicht finden die Männchen die Weibchen auch mit Hilfe der Augen, doch da erstere nur selten auftreten und auch die parthenogenetischen Generationen phototaktisch sind, so kann eine vollständige Aufklärung der Frage durch diese Annahme allein wohl zum mindesten als sehr unwahrscheinlich angesehen werden. Eher schon könnte das Verhalten der Daphnien nach einer Beobachtung Kammerers (1926), daß diese Tiere, die sich in spiralförmigen Schraubenbewegungen schwärmend zusammenrotten, sich gegenseitig sehen als ein *Aufsuchen der Artgenossen* im Licht aufgefaßt werden. Einleuchtender jedoch ist die Annahme, daß sie den ihnen als Nahrung dienenden Algen folgen, wie ja auch die räuberischen Arten ihre Beute nur im Lichte mit den Augen aufsuchen können. Hier läge ein physiologischer Sinn der Phototaxis klar zutage. Auf Grund der reflektorischen Verbindung zwischen den Augenmuskeln und den Ruderantennen folgen sie automatisch der auch vom Licht abhängigen Niveaueinstellung der Kleinalgen (Woltereck 1920). Daß es allerdings nicht ausschließlich die Wirkung des „Augenantennenapparates" ist, die die Tiere dem Lichte folgen läßt, sei hier schon betont und auf die S. 528 ff. folgenden Untersuchungen an augenlosen Tieren verwiesen. Mögen auch in manchen Fällen bei den Wanderungen des Planktons Fortpflanzungstrieb, Beziehungen zwischen Gliedern des Zooplanktons und zwischen Zoo- und Phytoplankton, Nahrungserwerb und anderes eine große Rolle

spielen, dazu physikalische und chemische Faktoren fördernd oder hemmend mitwirken, so bleibt doch daneben auch noch die Möglichkeit einer direkten Bedeutung des Lichtes im Stoffwechselgeschehen zu prüfen (siehe Bauer a. a. O.).

1. Einwirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel.

Man konnte vielleicht in erster Linie annehmen, daß völliges Fehlen des Lichtes typische Schädigungen hervorrief. Es galt also festzustellen, ob und welche Nachteile im Dunkeln gehaltene Tiere in ihrem Einzelleben zeigen. Die Versuchsanordnung mußte dabei so gewählt werden, daß die zu beobachtenden Tiere gleicher Art und gleichen Alters unter genau den gleichen Ernährungs- und Temperaturbedingungen untersucht wurden.

Anordnung: Je ein Tier von gleichem Wurfe wurde in ein Versuchsgläschen (3 cm Durchmesser, 3 cm hoch) in gemischtes Nahrungswasser, d. h. Scenedesmus und Blutmehllösung gebracht, dieses wiederum in einen Porzellantrog ($8 \times 6 \times 3^1/_2$), der soweit mit Wasser gefüllt war, daß das Versuchsgläschen zu drei Viertel im Wasser stand. Bedeckt wurde der Trog mit einem Glasdeckel, der genügend Luft einströmen ließ. Um Hell-, Dämmerungs- und Dunkeltiere zu erhalten, wurde bei ersteren ein ungefärbter Glasdeckel, bei den Dämmerungstieren ein solcher mit einem dünnen dunkelblauen Lacküberzug benutzt, bei letzteren der Glasdeckel mit schwarzem Hirschtalg überzogen. Die drei zu einem Versuche gehörigen Tröge standen auf einer Blechplatte, die in ein Heizaquarium so eingehängt war, daß die Tröge zu etwa drei Viertel im Wasser standen. Das Aquarium war mit einer Glasplatte bedeckt, die ebenfalls nicht luftdicht abschloß. Von eventuellen kleinen Temperaturschwankungen (Tag- und Nachtschwankungen) wurden auf diese Weise alle Tiere eines Versuches *gleichmäßig* beeinflußt. Bei allen Versuchen mit dieser Anordnung war sowohl die Menge des Nahrungswassers als auch die Wassermenge der Tröge genau die gleiche. Die Versuchsgläschen und das Nahrungswasser wurden täglich erneuert, so daß auch die gleichen Ernährungsbedingungen gewährleistet waren.

2. Einfluß der Ernährung auf die Zahl der Nachkommen.

Um zunächst festzustellen, in welcher Weise sich eine Behinderung im normalen Stoffwechsel ausprägen würde, wurden bei sonst gleichen Bedingungen einige Versuche bei ungleicher Ernährung mit *D. pulex* und *Simoceph.* angestellt.

1. *D. pulex*, geboren am 17. VIII. 1926 je ein Helltier bei a) spärlicher und b) reichlicher Nahrung (24—26° C).

a) Nach 18 Tagen 9 Häutungen, 4 Würfe, 39 Junge.
b) „ 18 „ 10 „ 6 „ 56 „

2. *D. pulex*, geb. am 17. VIII. 1926, je ein Dä-Tier bei a) knapper und b) reichlicher Nahrung.

a) Nach 18 Tagen 10 Häutungen, 3 Würfe, 16 Junge (2× Eier mit Schale abgeworfen),
b) „ 18 „ 12 „ 7 „ 71 „

3. *D. pulex*, geb. am 17. VIII. 1926, je ein Dunkeltier:

a) Nach 18 Tagen 11 Häutungen, 4 Würfe, 32 Junge,
b) „ 18 „ 11 „ 7 „ 51 „ (1× Eier mit Schale abgeworfen).

4. *D. pulex*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Helltier:

a) Nach 19 Tagen 9 Häutungen, 7 Würfe, 48 Junge,
b) „ 19 „ 10 „ 8 „ 76 „

5. *D. pulex*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Dä-Tier:

a) Nach 14 Tagen 6 Häutungen, 3 Würfe, 14 Junge (1× Ei mit Schale abgeworfen),
b) „ 14 „ 8 „ 6 „ 38 „

6. *D. pulex*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Dunkeltier:

a) Nach 19 Tagen 9 Häutungen, 5 Würfe, 28 Junge (1× Ei mit Schale abgeworfen),
b) „ 19 „ 10 „ 8 „ 69 „ (1× Ei mit Schale abgeworfen).

7. *Simoceph.*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Helltier:

a) Nach 19 Tagen 9 Häutungen, 5 Würfe, 35 Junge,
b) „ 19 „ 9 „ 6 „ 60 „

8. *Simoceph.*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Dä-Tier:

a) Nach 14 Tagen 7 Häutungen, 3 Würfe, 22 Junge,
b) „ 14 „ 6 „ 3 „ 28 „

9. *Simoceph.*, geb. 21. VIII. 1926, je ein Dunkeltier:

a) Nach 19 Tagen 7 Häutungen, 5 Würfe, 34 Junge,
b) „ 19 „ 9 „ 6 „ 78 „ (1× Ei mit Schale abgeworfen).

(W. A. Cunnington [1903] gibt an, daß *Simoceph.* höchstens 13 Junge mit einem Wurfe zur Welt bringen. Demgegenüber konnte ich bei reichlicher Ernährung in 25° C Würfe bis zu 21 feststellen.)

10. *D. pulex*, geb. 16. VIII. 1926, je ein Helltier:

a) Nach 19 Tagen 11 Häutungen, 2 Würfe, 29 Junge (3× Eier mit Schale abgeworfen),
b) „ 19 „ 13 „ 9 „ 66 „

11. *D. pulex*, geb. 16. VIII. 1926, je ein Dunkeltier:

a) Nach 13 Tagen 8 Häutungen, 2 Würfe, 8 Junge (2× Eier mit Schale abgeworfen, Fettkörper sehr stark entwickelt).
b) Nach 13 Tagen 8 Häutungen, 4 Würfe, 20 Junge (1× 3 Eier, 2 Embryonen mit Schale abgeworfen).

Aus allen angestellten Versuchen geht zunächst einwandfrei hervor, daß bei sonst gleichen äußeren Bedingungen die Ernährung bestimmend ist für die Zahl der Nachkommenschaft. *Knappe Ernährung setzt die Zahl der Nachkommen herab, reichliche Nahrung erhöht sie*, und zwar gilt dies sowohl bei Hell-, als auch bei Dä-, als auch bei Du-Tieren. Weiterhin ergeben diese Versuche, daß knappe Ernährung *einen Abortus der Eier zur Folge hat*, eine Tatsache, die auch Fritzsche (1917—20) und Ostwald bei Hungerformen beobachtet haben. Die von Woltereck als „Eikrankheit" bezeichnete Erscheinung ist nach Fritzsche die direkte Folge einer zu geringen Ansammlung der für das Ei wichtigen Nährbestandteile im Blute, die ja ihrerseits wieder entweder die Folge ungünstiger Milieubedingungen sein kann, oder diejenige einer gewissen physiologischen Depression. Die Entwicklung der Eier und Embryonen ist direkt abhängig von der Beschaffenheit des Blutes. Weiter sagt Fritzsche: „Nur bei guter Ernährung und einer Temperatur, welche die Assimilation sehr fördert, ist eine rasche, fortlaufende Eiproduktion möglich."

Nun zeigten aber bei obigen Versuchen — weiter unten soll näher darauf eingegangen werden — Dunkeltiere bei reichlicher Nahrung und optimaler Temperatur die gleiche Depressionserscheinung, wie sie bei normalen Tieren bei mangelhafter Ernährung eintritt. Es scheint also so, als ob bei Lichtentzug trotz reichlicher Ernährung das Blut nicht mehr die erforderliche Zusammensetzung aufweist, um dem erhöhten Stoffwechsel bei der Eiproduktion Genüge zu leisten. *Neben Temperatur und Nahrung wird sich Lichtmangel in einer nachteiligen Verminderung des Gesamtstoffwechsels bemerkbar machen.* Diese Annahme sollte durch eine große Versuchszahl (26) bestätigt werden.

3. Einwirkung des Lichtes auf die Fortpflanzung.

Die Versuchsanordnung ist die oben beschriebene. Es werden also Tiere von gleichem Wurf bei genau gleichen Temperatur- und Ernährungsbedingungen unter verschiedener Lichteinwirkung beobachtet.

Zusammenfassung: Aus allen Versuchen ergibt sich die Tatsache, daß Lichtentzug die Eiquantität wie auch die Eiqualität ungünstig beeinflußt — die Zahl der Nachkommen wird herabgesetzt — es kommt zur Bildung von Abortiveiern. Auftreten von Dauereiern oder Männchen wurde nicht festgestellt, desgleichen scheint — natürlich bei sonst gleichen Bedingungen — das Licht im allgemeinen keinen Einfluß auf das Tempo der Entwicklung zu haben. Doch setzte bei Dunkeltieren häufig die Geschlechtsreife später ein. (Fubini [1876] fand bei Eiern von *Rana esculenta* und *temporaria*, daß die Lichtabwesenheit zwar die Entwicklung der Eier zu Embryonen nicht verhindere, sie aber verzögere.)

Ob diese Schädigung durch Lichtentzug in allen Fällen von Dauer ist

Protokoll 1. D. pulex, geb. 3. VI. 1926 — Aquarium I — gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier	Dämmerungstier	Dunkeltier	° C.
1926				
3. VI.	geboren —	geboren —	geboren —	25
4. VI.	gehäutet —	gehäutet —	gehäutet —	25
5. VI.	gehäutet —	gehäutet —	gehäutet —	25/26
6. VI.	gehäutet. Eier im Brutraum —	gehäutet —	gehäutet —	25
7. VI.	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier im Brutraum —	gehäutet —	25
8. VI.	gehäutet. Eier im Brutraum 12	— Embr. s. w. —	— Eier im Brutr. —	25
9. VI.	— Embr. s. w. —	gehäut. Embr. 16	— Embr. s. w. —	26
10. VI.	gehäut. Embr. 21	gehäutet. Eier im Brutraum 20	gehäutet. Eier im Brutraum (Abortus) —	26
11. VI.	gehäutet. Eier 15	— Embr. s. w. —	— Embr. s. w. —	25
12. VI.	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier im Brutraum 25	gehäut. Embr. 24	25/26
13. VI.	gehäut. Embr. 17	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 14	25/26
14. VI.	gehäut. Embr. sehr weit 15	gehäutet. Eier 12	— Embr. —	25/26
15. VI.	gehäutet. 1 Ei im Brutraum 27	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 21	25
16. VI.	1 Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 22	— Embr. —	25/26
17. VI.	gehäutet. Eier im Brutraum 1	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier im Brutraum 1	26/27
18. VI.	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier im Brutraum 13	— Embr. s. w. —	24
19. VI.	gehäut. Embr. sehr weit 13	gehäut. Embr. sehr weit 16	gehäut. Embr. — (Abortus)	25
21. VI.	gehäut. (Depress.) 8	gehäutete tot 1	gehäut. Depress. —	25
22. VI.	Herz s. langsam —	— — —	Herz sehr langsam —	25
23. VI.	tot —	— — —	tot —	25
	12 9/129	12 8/125	10 6(4)/60	

Ergebnis: Helltier: 20 Tage, 12 Häutungen, 9 Würfe, 129 Junge,
Dä-Tier: 18 „ 12 „ 8 „ 125 „
Du-Tier: 20 „ 10 „ 6(4) „ 60 „ (2 × Abortus).

Protokoll 2. D. pulex, geb. 3. VI. 1926 — Aquarium II — gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier	Dämmerungstier	Dunkeltier	° C.
1926				
3. VI.	geboren — —	geboren — —	geboren — —	27
4. VI.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	27
5. VI.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	28
6. VI.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	28
7. VI.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	28
8. VI.	gehäut. Eier i. B. 13	gehäut. Embr. 8	gehäutet. Eier 10	28
9. VI.	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 16	— Embr. s. w. —	28
10. VI.	gehäut. Embr. 11	gehäutet. Eier 17	gehäutet. Eier 6	28
11. VI.	gehäutet. Eier 18	— Embr. —	gehäutet. Eier 12	27/28
12. VI.	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 13	— Embr. s. w. —	27/28
13. VI.	gehäut. Embr. 18	gehäut. Embr. 1	gehäut. Abortus —	27/28
14. VI.	gehäutet. Eier 20	gehäutet — 6	— Eier —	27
15. VI.	— Embr. —	— — —	gehäut. Embr. 6	27
16. VI.	gehäutet. Eier 14	— — —	gehäutet. Eier 4	26
17. VI.	— Embr. s. w. —	gehäut. Embr. —	gehäut. Embr. 1	26/28
18. VI.	gehäutet. Eier 18	gehäutet. Eier 10	— Embr. s. w. —	26
19. VI.	gehäut. Embr. 26	gehäut. Embr. sehr weit 4	gehäut. Abortus —	28
20. VI.	gehäutet. Eier 30	gehäut. Abortus —	— Eier —	28
21. VI.	— Embr. —	— Eier —	gehäutet — 7	28
22. VI.	gehäutet. Eier 18	gehäutet. Eier 5	— — —	27/28
23. VI.	— Embr. —	gehäutet — 2	— Depression —	27
24. VI.	gehäutet — 8	— — —	— tot —	27/28
25. VI.	tot —	tot —	— — —	28
	15 11/194	16 10/82	13 7/46	

Ergebnis: Helltier: 23 Tage, 15 Häutungen, 11 Würfe, 194 Junge,
Dä-Tier: 23 „ 16 „ 10 „ 82 „ (1× Abortus),
Du-Tier: 22 „ 13 „ 7 „ 46 „ 2× „

oder ob bei *dauerndem Dunkelaufenthalt* eine allmähliche Gewöhnung und Anpassung erfolgt, soll im folgenden untersucht werden.

Eine Anzahl *D. pulex* und *Simoceph.* wurden am 15. VII. 1926 je in einen 65 cm hohen, 15 cm langen und 10 cm breiten Standzylinder mit

Protokoll 3. D. pulex, geb. 8. VI. 1926 — Aquarium II b — gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier		Dämmerungstier		Dunkeltier		° C.
1926							
8. VI.	geboren	—	geboren	—	geboren	—	28
9. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27/28
10. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27/28
11. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27/28
12. VI.	gehäutet. Eier	—	gehäutet. Eier	—	gehäutet. Eier	—	28
13. VI.	— Embr. s. w.	—	— Embr.	—	— Embr.	—	28
14. VI.	gehäut. Embr.	10	gehäut. Embr.	10	gehäutet. Eier	5	27
15. VI.	gehäutet. Eier	11	gehäutet. Eier	13	gehäutet. Eier	7	27
16. VI.	— Embr. s. w.	—	— Embr.	—	geh. Eier (2 tot)	4	27
17. VI.	gehäut. Embr.	13	gehäutet. Eier	7	— Embr. s. w.	—	28
18. VI.	gehäut. Embr.	10	— Embr. s. w.	—	gehäutet. Abortus	—	27
19. VI.	gehäut. Embr.	12	gehäutet. Eier	10	— —	—	26
20. VI.	gehäut. Embr.	15	gehäutet. Eier	6	— Eier	—	26/28
21. VI.	gehäut. Embr.	20	gehäut. Embr.	14	gehäutet. Eier	11	28
22. VI.	gehäut. Embr.	17	gehäut. Eier (tot)	8	gehäut. Eier (tot)	3	28
23. VI.	— Embr. s. w.	—	— Embr. s. w.	—	— Embr.	—	27/28
24. VI.	gehäutet. Eier	12	gehäutet. Eier	5	gehäut. Eier (tot)	4	28
25. VI.	gehäut. Embr.	15	gehäutet. Eier	9	geh. Eier Abortus	—	28
26. VI.	gehäutet	8	gehäutet	4	gehäutet. Abortus	—	27/28
27. VI.	— —	—	— —	—	— Depression	—	27/28
28. VI.	tot		tot		tot		27/28
	15	11/143	14	10/86	13	6(7)/34	

Ergebnis: Helltier: 21 Tage, 15 Häutungen, 11 Würfe, 143 Junge,
Dä-Tier: 21 „ 14 „ 10 „ 86 „
Du-Tier: 21 „ 13 „ 6(7) „ 34 „ (3× Abortus).

Protokoll 4. D. pulex, geb. 12. VI. 1926 — Aquarium II — gemischte Nahrung

12. VI.	geboren	—	geboren	—	geboren	—	27/28
13. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27/28
14. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27
15. VI.	gehäutet	—	gehäutet	—	gehäutet	—	27
16. VI.	gehäut. Eier i. Br.	—	gehäut. Eier i. Br.	—	gehäut. Eier i. Br.	—	26/28
17. VI.	— Embr. s. w.	—	— Embr. s. w.	—	— Embr. s. w.	—	25
18. VI.	gehäut. Eier i. Br.	9	gehäutet. Eier	14	gehäut. Embr.	8	28
19. VI.	geh. Eier i. Br.	8	geh. Eier Abortus	—	gehäutet. Eier	10	28
20. VI.	gehäutet, Eier	8	gehäutet	9	gehäutet. Eier	10	28
21. VI.	gehäutet. Eier	12	— Depression	—	geh. Eier Abortus	—	27/28
22. VI.	— Embr. s. w.	—	— tot	—	geh. Eier Abortus	—	27
23. VI.	gehäutet	5	— —	—	— tot	—	27/28
24. VI.	— tot	—	— —	—	— —	—	27/28
	9	5/42	7	3(2)/23	9	5(3)/28	

Ergebnis: Helltier: 12 Tage, 9 Häutungen, 5 Würfe, 42 Junge,
Dä-Tier: 10 „ 7 „ 3(2) „ 23 „ (1× Abortus),
Du-Tier: 11 „ 9 „ 5(3) „ 28 „ (2× „).

Protokoll 5. Simoceph., geb. 17.VII. 1926 — Aquarium I 2b — gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier	Dämmerungstier	Dunkeltier	° C.
1926				
17. VII.	geboren — —	geboren — —	geboren — —	26
18. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	25/26
19. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	— — —	25/26
20. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	27/28
21. VII.	gehäutet. Eier im Brutraum —	gehäutet. Eier im Brutraum —	— — —	25/26
22. VII.	— Embr. s. w. —	— Embr. s. w. —	gehäut. Embr. im Brutraum —	25/27
23. VII.	— — 8	— — 8	— Embr. —	24/25
24. VII.	— — —	gehäutet. Eier im Brutraum —	— — 4	25/26
26. VII.	gehäut. Embr. sehr weit —	— — 4	gehäutet. Eier i. Brutraum —	25/26
27. VII.	gehäutet. Eier im Brutraum 5	gehäut. Embr. sehr weit —	— Embr. im Brutraum —	24/25
28. VII.	— Embr. s. w. —	gehäut. Embr. sehr weit —	gehäut. Eier im Brutraum Abort. —	23/24
29. VII.	— — 5	— — 6	— Embr. s. w. —	24/25
30. VII.	gehäutet. Eier i. Brutraum —	gehäutet. Eier im Brutraum —	— — 3	23/24
1. VIII.	— — 4	— — 4	gehäut. Embr. im Brutraum —	24
2. VIII.	gehäut. Embr. im Brutraum —	gehäutet. Eier im Brutraum —	— — 2	25
3. VIII.	— Embr. im Brutraum —	— 1 Embr. —	— — —	25
4. VIII.	— — 1	— — 1	— — —	25
6. VIII.	gehäut. Embr. im Brutraum —	gehäut. Embr. im Brutraum —	gehäutet — —	25
8. VIII.	— — 3	— — 4	gehäutet — —	25
10. VIII.	gehäutet — 2	— Darm leer —	— Darm leer Depression —	25
12. VIII.	gehäutet. 2 Eier im Brutraum —	— tot —	— tot —	26
14. VIII.	— — 2	— — —	— — —	25
16. VIII.	gehäutet — —	— — —	— — —	26
17. VIII.	gehäutet. Eier im Brutraum —	— — —	— — —	26
19. VIII.	— — 4	— — —	— — —	26
21. VIII.	gehäutet — —	— — —	— — —	25
23. VIII.	— tot —	— — —	— — —	25
	14 9/34	9 6/27	8 4(3)/9	

Ergebnis: Helltier: 37 Tage, 14 Häutungen, 9 Würfe, 34 Junge,
Dä-Tier: 26 „ 9 „ 6 „ 27 „
Du-Tier: 26 „ 8 „ 4(3) „ 9 „ (1 × Abortus).

Protokoll 6. Simoceph., geb. 19. VII. 1926 — Aquarium I 1b — gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier	Dämmerungstier	Dunkeltier	° C.
1926				
19. VII.	geboren — —	geboren — —	geboren — —	27
20. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	27/28
21. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	— — —	26
22. VII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	27
23. VII.	— Eier im Eierstock —	gehäut. Eier im Brutraum —	— — —	28
24. VII.	gehäutet. Eier 10	— Embr. s. w. —	gehäut. Eier im Brutraum —	28
25. VII.	gehäutet. Eier 5	gehäutet. Eier 12	— Embr. —	27/28
26. VII.	gehäutet. Eier 6	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 3	27/28
27. VII.	gehäutet. Eier 8	gehäutet. Eier 8	— Embr. —	27
28. VII.	gehäutet. Eier 12	gehäutet. Eier 6	gehäut. Abortus —	27/26
29. VII.	gehäutet. Eier 7	gehäutet. Eier 5	— Eier 6	26
30. VII.	— Embr. s. w. —	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier 7	27/28
31. VII.	gehäutet. Eier 9	gehäutet. Eier 4	gehäutet. Eier 5	28
1. VIII.	— Embr. s. w. —	— Embr. —	— Embr. s. w. —	28
2. VIII.	gehäutet. Eier 6	— Embr. s. w. —	gehäut. Abortus —	28
3. VIII.	gehäutet. Eier 12	gehäutet. Eier 8	— — —	26/27
4. VIII.	gehäutet. Eier 5	— Embr. s. w. —	gehäutet. Eier —	26
5. VIII.	gehäutet. Eier 7	— — 6	— Embr. —	26/27
6. VIII.	gehäutet. Eier 3	gehäutet. Eier —	— — 3	27/28
7. VIII.	— Embr. —	gehäutet. Eier 5	— — —	28
8. VIII.	— Embr. s. w. —	— Embr. (tot)	gehäutet — —	28
9. VIII.	gehäutet. Eier 5	— — 4	— — —	27/28
10. VIII.	gehäutet. — 3	gehäutet. — —	— tot —	27/28
11. VIII.	— — —	— — —	— — —	27/28
12. VIII.	— tot —	— tot —	— — —	28
	17 14/98	13 9/58	10 4/18	

Ergebnis: Helltier: 25 Tage, 17 Häutungen, 14 Würfe, 98 Junge,
Dä-Tier: 25 „ 13 „ 9 „ 58 „
Du-Tier: 23 „ 10 „ 4 „ 18 „ (2 × Abortus).

Protokoll 7. D. pulex, geb. 17. VIII. 1926 — Aquarium II 2a — knappe, gemischte Nahrung.

Zeit	Helltier	Dämmerungstier	Dunkeltier	° C.
1926				
17.VIII.	geboren — —	geboren — —	geboren — —	26
18.VIII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	25/26
19.VIII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	25/26
20.VIII.	gehäutet — —	gehäutet — —	gehäutet — —	25/26
21.VIII.	gehäutet. Eier im Brutraum —	gehäutet — —	gehäutet — —	26/27
23.VIII.	— Embr. sehr weit —	gehäutet — 6	gehäutet. Eier i. Brutraum —	24/25
24.VIII.	gehäutet. Eier im Brutraum 6	gehäutet — —	gehäutet. Eier i. Brutraum 4	25
26.VIII.	— Embr. sehr weit —	gehäut. Embr. im Brutraum —	gehäutet. Eier i. Brutraum 6	26/27
27.VIII.	gehäutet. Eier im Brutraum 5	gehäutet. Eier im Brutraum Abort. 4	— Embr. sehr weit —	26/27
29.VIII.	— Embr. sehr weit —	gehäutet. Eier im Brutraum 5	gehäutet. Eier i. Brutraum 10	25
31.VIII.	gehäutet. Eier im Brutraum 5	gehäutet. Eier im Brutraum 3	gehäutet. Eier i. Brutraum Abort. 1	25
2. IX.	gehäutet. Eier im Brutraum 7	gehäutet. Eier im Brutraum 5	— Embr. im Brutraum —	25
4. IX.	gehäutet. Eier im Brutraum 11	— tot —	gehäut. Embr. im Brutraum 7	22/23
6. IX.	gehäutet. Eier im Brutraum 6	— — —	gehäut. Abortus —	24/25
9. IX.	gehäutet tot 8	— — —	— tot —	25
	11 7/48	11 4/17	11 5(6)/28	

Ergebnis: Helltier: 23 Tage, 11 Häutungen, 7 Würfe, 48 Junge,
Dä-Tier: 18 „ 11 „ 4 „ 17 „ (Abortus),
Du-Tier: 23 „ 11 „ 6(5) „ 28 „ 2× „

reichlicher, gemischter Nahrung, die alle 4—6 Tage erneuert wurde, gebracht und in die gut durchlüftete Dunkelkammer des Instituts gestellt. Die Temperatur sank auch während der Wintermonate nicht unter 10° C. Bei allen in ungleichen Abständen vorgenommenen Untersuchungen konnte keine zunehmende Schädigung der Tiere festgestellt werden. Im besonderen bemerkte ich nichts von dem Pigmentschwund im Auge, wie

ihn Kaptérew 1910 schon nach einem Monat Lichtabschluß beobachtet und auf Lichtmangel bezogen hat. Papanicolau (1910) führte diese deformative Umgestaltung der Hauptaugen auf eine allgemeine Schwächung der ganzen Organisation der Tiere durch schlechte Haltung zurück, die bei meiner Anordnung durch die günstigen Ernährungs- und Temperaturbedingungen nicht eingetreten ist. Neben einer *verminderten Vermehrung* — es wurde kein Weibchen mit mehr als sechs Eiern gefunden — konnte nur ein *Farbloswerden* der Tiere festgestellt werden. Dieser Einfluß des Lichtes auf die Farbe soll noch näher erörtert werden.

Die Rotfärbung, die so häufig an Crustaceen beobachtet wurde, tritt nach Brehm (1902) in kälteren Gewässern ein und wird von ihm und auch von Zschokke als Kälteschutzmittel gedeutet, bedingt durch erhöhte Absorption der Lichtstrahlen und Umwandlung in Wärme. Burckhardt (1910) sieht neben der niederen Temperatur auch das Licht als Ursache der intensiveren Färbung an. Aus den Beobachtungen bei den Dunkelzuchten, wie besonders die im folgenden angeführte beweist, muß ich schließen, daß bei Lichtabschluß — auch bei optimaler Ernährung und Temperatur — eine Färbung niemals eintritt. Nach H. Fritzsche steht dagegen die Farbe der Körperflüssigkeit in Zusammenhang mit der jeweiligen physiologischen Beschaffenheit des Tieres und ist im besonderen von seinem Binnendruck abhängig. Die Rotfärbung, die durch Karotine hervorgerufen wird, tritt, wie Fritzsche betont, nur bei gut ernährten Tieren auf, und auch F. Heim nimmt an, daß „Luteogene" *im Licht* und in der Wärme die roten Bestandteile bilden, die dann die charakteristische Karotinreaktion ergeben. In meinen *D. pulex*-Zuchten, die bei reichlicher Ernährung und günstigen Lichtverhältnissen sich gerade zu der Zeit sehr stark vermehrten, beobachtete ich am 2. XI. 1926 nach heißen Tagen eine intensive Rotfärbung.

Am 17. XII. 1926 wurden je 6 *D. pulex* von gleichem Wurfe (geboren 16. XII. 1926) in zwei Standzylinder (30 cm hoch, 10 cm lang, 5 cm breit) gebracht unter gleich günstigen Ernährungs- und Temperaturbedingungen. Alle 2—4 Tage wurde die gleiche Menge gemischter Nahrung hinzugesetzt. Ein Gefäß war mit schwarzem Papier verklebt und völlig abgedunkelt, während der zweite Zylinder mit den Vergleichstieren günstigen Lichtverhältnissen ausgesetzt war. Beide Zuchten standen nebeneinander auf meinem Arbeitstisch im Institut in der Nähe eines Fensters, so daß eventuelle Temperaturschwankungen beide gleichmäßig beeinflußten.

Als *Ergebnis* dieser zweiten Versuchsreihe ergab sich folgendes: Die bisherigen Beobachtungen an den Dunkelzuchten werden zunächst bestätigt. Der erste Vergleich zwischen beiden Zuchten, der nach etwa 14 Tagen vorgenommen wurde, ließ einen deutlichen *Farbunterschied* erkennen. Die Dunkeltiere erschienen farblos und hyalin. Auch ihr Leberhörnchen- und Darminhalt unterschied sich wesentlich durch seine

hell- bis dunkelbraune Farbe von dem der Helltiere. Nur im obersten Teil des Darmes war zumeist die grüne Algennahrung als solche zu erkennen. Die Helltiere zeigten ihre gewöhnliche natürliche Farbe. Leberhörnchen- und Darminhalt waren hell- bis dunkelgrün gefärbt. Auf die Darmfärbung soll im folgenden noch näher eingegangen werden. Als Resultat auch weiterer ähnlicher Versuche sei festgestellt, *daß Lichtentzug ein Farbloswerden der Tiere zur Folge hat, daß ohne Licht eine Rotfärbung bei D. pulex niemals eintritt.*

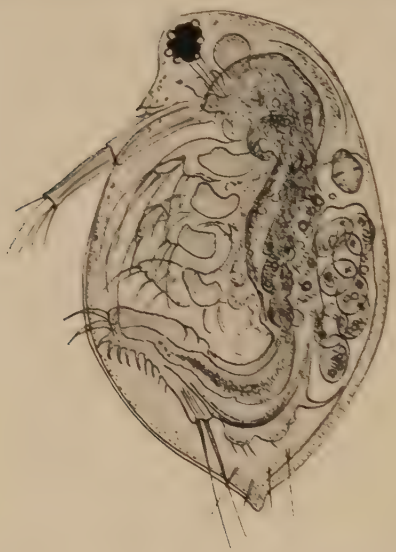

Abb. 1. *D. pulex.* Muttertier der Hell- und Dunkelzucht vom 16. XII. 1926.

Als weitere Bestätigung früherer Versuche ergab sich während der Dauer dieses Versuches *herabgesetzte Vermehrung als Einfluß der Dunkelheit.* Die größte Zahl der Eier, bzw. der Embryonen, die bei einem Dunkeltier dieser Zucht beobachtet wurde, betrug 8, die der Helltiere bis zu 20.

4. Einfluß dauernder Dunkelheit auf das Größenwachstum.

Am 15. II. 1927 wurden aus den zuletzt besprochenen Zuchten je 30 der größten Tiere herausgenommen, in Sublimat fixiert und die größte Länge und Breite gemessen. Bei 46facher Vergrößerung wurde mit dem Zeichenapparat der Umriß jeden Tieres festgehalten und die größte Länge und Breite an der Zeichnung gemessen. Das Muttertier beider Zuchten besaß eine größte Länge von 2,19 mm und eine größte Breite von 1,35 mm (siehe Abb. Nr. 1).

Die Messungen ergaben:

Helltiere:	1,89 : 1,20	1,85 : 1,17	1,83 : 1,30	1,83 : 1,20
	1,80 : 1,30	1,80 : 1,28	1,80 : 1,26	1,80 : 1,20
	1,78 : 1,20	1,76 : 1,24	1,76 : 1,22	1,76 : 1,20
	1,76 : 1,15	1,76 : 1,09	1,74 : 1,09	1,72 : 1,20
	1,72 : 1,04	1,70 : 1,13	1,70 : 1,13	1,70 : 1,11

Die größte gemessene Länge eines Helltieres betrug 1,89 mm dazu die Breite von 1,20 mm.

Die größte Breite war 1,30 mm, dazu die Länge 1,83 bzw. 1,80 mm.

Dunkeltiere:	2,52 : 1,50	2,35 : 1,52	2,28 : 1,50	2,28 : 1,43
	2,28 : 1,39	2,26 : 1,46	2,24 : 1,52	2,24 : 1,48
	2,22 : 1,46	2,22 : 1,43	2,22 : 1,39	2,17 : 1,43
	2,15 : 1,39	2,02 : 1,41	1,93 : 1,35	1,89 : 1,30
	1,85 : 1,26	1,80 : 1,30	1,76 : 1,24	1,72 : 1,26

Die größte gemessene Länge eines Dunkeltieres gleicher Zucht war 2,52 mm, dazu die Breite von 1,50 mm.

Die größte Breite betrug 1,52 mm bei einer Länge von 2,24 mm (siehe Abbildungen Nr. 2 und 3).

Vergleichen wir die nicht unerheblichen Größenunterschiede der Hell- und Dunkeltiere, so kann wohl geschlossen werden, daß das Licht wie bei den Pflanzen eine depressive Wachstumswirkung ausübt. Dunkelheit fördert das Größenwachstum. *Es wird also neben der Farbe auch die Größe der Tiere* beeinflußt.

Zusammenfassung: Lichtabschluß verhindert eine Färbung bei D. pulex und setzt die Zahl der Nachkommen herab, er fördert dagegen das Größenwachstum.

Die *Simoceph.*-Zucht ging leider am 20. I. 1927 ein, während die *D. pulex*-Zucht bis zum 15. IX. 1927 beobachtet wurde, ohne daß außer den oben angeführten Einflüssen irgendeine Einwirkung der dauernden Dunkelheit sich ergab.

Abb. 2.

Wenn Hesse (1924) bei Bewohnern nordischer Meere die Ursache für die beobachtete Verzögerung der Geschlechtsreife, die Verminderung der Fruchtbarkeit und die Neigung zum Riesenwachstum in der niederen Temperatur ihres Wohnraumes erblickt, so möchte ich auf die Parallele hinweisen, die meine Versuche mit im Dunkeln gehaltenen Cladoceren ergaben. Dem Licht scheint eine nicht minder hohe Bedeutung zuzukommen, gerade was die Zahl der Nachkommenschaft — wohl auch das Einsetzen der Geschlechtsreife — und im Zusammenhang damit das Größenwachstum der Tiere betrifft. In den polaren Breiten bleibt ja die Lichtintensität im Meere (zum Teil verursacht durch den bekannten größeren Reichtum an Plankton) erheblich hinter der der übrigen Zonen zurück, womit auch die schnellere Abnahme der Planktonpflanzen gegen die Tiefe

Abb. 3. Durchschnittslängen und -Breiten von je 20 „Helltieren“, „Dunkeltieren“.

hin zusammenhängt, auf die Hesse ebenfalls hinweist. Ferner dürfte auch für die oft beobachtete Größenabnahme der Daphnien im Sommer nicht allein die höhere Temperatur ausschlaggebend sein, zumal die Temporalvariation keineswegs immer mit den Temperaturschwankungen des Wassers gleichen Schritt hält, sondern nicht zuletzt die größere Lichtmenge. Gruber (1913) weist darauf hin, daß die Hauptbedeutung für die Temporal- und Lokalvariation dem Blutdruck zukomme, der von der Assimilationsintensität abhänge. Da letztere wiederum, wie noch besonders gezeigt werden soll, sehr wesentlich vom Licht beeinflußt wird, so müssen bei allen Untersuchungen über die Temporal- und Lokalvariation die Lichtverhältnisse unbedingt mit in Betracht gezogen werden.

5. Einwirkungen des Lichtes auf die Bewegungen.

Die reaktionsbeschleunigende Wirkung des Lichtes, bzw. der hemmende Einfluß der Dunkelheit ist auch bei der Stärke der Bewegung von *D. pulex* zu erkennen, eine Erscheinung, die als „Phototonus" bezeichnet wird (vgl. Ewald 1910). Bei Herabsetzung der Lichtintensität tritt bei Cladoceren eine Verkleinerung im Ausschlag der Ruderbewegungen ein, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann. Auch diese Erscheinung ist ja allgemein verbreitet. Nach Th. W. Engelmann (1882) vollführt das *Bakterium photometricum* nur dann Bewegungen, wenn es vom Licht getroffen wird, sonst verfällt es in „Dunkelstarre". Eine gleiche Beobachtung machte Fr. Oltmanns (1917) bei Volvocineen. Er fand, daß diese Organismen bei starker Verdunkelung fast unbeweglich am Boden liegen und in der Nacht oder bei starker Bewölkung nur träge mit ganz langsamen Bewegungen im Wasser umhertreiben. Desgleichen schreibt Bozler (1925) von *Drosophila*, daß die Geschwindigkeit ihrer Bewegungen im allgemeinen von der Intensität des Lichtes abhängig ist, wenn auch nicht gerade einer bestimmten Lichtintensität — bei Ausschaltung anderweitiger Faktoren — eine bestimmte Bewegungsgeschwindigkeit entspricht. Bei konstanter diffuser Beleuchtung werden die Bewegungen allmählich langsamer bis zu fast völliger Ruhe. Auch bei *Branchipus* konnte gezeigt werden, daß die Frequenz der rudernden Beinbewegungen im roten Licht nicht unbedeutend abnimmt. Daß die Schwimmbewegungen der Daphnien durch das Licht beschleunigt werden, betont Woltereck (1920). Genauere Untersuchungen liegen jedoch hierüber nicht vor. Fritzsche (a. a. O.) weist darauf hin, daß sich der Einfluß von ungünstigen Bedingungen, wie Hunger und Kälte, auch bei dem Modus der Bewegungen geltend zu machen scheine, und zwar in dem Sinne, daß die Fortbewegung unter günstigen Lebensbedingungen eine raschere ist, unter ungünstigen Verhältnissen aber langsamer und ruckweise vor sich geht. Langsamere Bewegung scheint eine Folge geringerer Assimilationsintensität und damit geringeren Gewebsdruckes zu sein.

Durch meine Untersuchungen sollte Fritzsches Annahme eine Erweiterung und Stütze erhalten. Es wurde schon betont, daß nicht nur Hunger und Kälte, sondern auch in hohem Maße Lichtentzug eine geringere Assimilationsintensität zur Folge habe, die nun wohl auf den Modus der Bewegung einwirkt.

50 *D. pulex* wurden folgendem Versuch unterworfen: Je ein Tier wurde in ein Zuchtgläschen (3 cm hoch, 3 cm Durchmesser) gebracht und bei günstigen Ernährungs- und Temperaturbedingungen (reichliche, gemischte Nahrung, 21° C) dem Tageslicht ausgesetzt. Nach 2 Stunden, nachdem die Gewähr für eine völlige Anpassung gegeben war, und die Tiere sich gleichmäßig hüpfend bewegten, wurden mit einer Stoppuhr die Hüpfbewegungen je 30 Sekunden lang gezählt. Die gleichen Tiere wurden sodann in die Dunkelkammer gebracht (bei jedem Versuch 5–6 Tiere – die Gläschen waren bezeichnet) und bei denselben Bedingungen nach Adaptation in gleicher Weise beobachtet.

Ergebnis:

Licht:	82	−13	104	−28	99	−24
Dunkel:	69		76		75	
Licht:	89	−17	107	−32	79	−15
Dunkel:	72		75		64	

Bei allen Tieren tritt in der Dunkelheit (nach Adaptation) eine Verangsamung der Bewegung ein.

Dunkel:	59	+ 8	68	+11	65	+14
Licht:	67		79		79	
Dunkel:	65	+14	61	+17	63	+16
Licht:	79		78		79	

Licht bewirkt eine Beschleunigung der Bewegung (nach Adaptation).

Die gleichen Untersuchungen wurden bei künstlichem Licht (50kerzige Osrambirne) in der Dunkelkammer vorgenommen und zwar wurde bei diesen Versuchen zuerst bei Licht, dann in der Dunkelheit, d. h. bei rotem, für die Tiere nachweislich unwirksamem Licht[1], und nochmals bei Licht gezählt (nach Adaptation).

Licht:	60	− 9	50	−12	59	−11
Dunkel:	51		38		48	
Licht:	59	+ 8	50	+12	57	+ 9
Licht:	58	−19	61	+ 3	58	− 6
Dunkel:	39		64		52	
Licht:	61	+22	63	− 1	59	+ 7

[1] Es gingen diesen Versuchen eine Reihe hier nicht angeführter Vorversuche voraus, die ich mit liebenswürdiger Unterstützung meines leider so früh verstorbenen hochverehrten Lehrers Herrn Dr. V. Bauer anstellte und die zu dieser Annahme berechtigen. Benutzt wurde hierzu eine rote Agfa-Birne mit darübergeschraubtem rotem Agfa-Schirm. Bei diesem Licht, das eben noch eine Untersuchung gestattete, verhielten sich alle Tiere, die sich in der Dunkelkammer befanden, weder positiv noch negativ in allen ihren Lichtreaktionen, während bei Vergleichsversuchen die kleinste Lichtmenge scharfe Reaktionen ergab.

Das Verhalten des fünften Tieres dieses Versuches, eines Ephippialweibchens, darf wohl als anormal bezeichnet werden, da es das einzige ist, das bei allen Versuchen aus der Rolle fällt. (Th. W. Engelmann [1882] weist darauf hin, daß unter vielen anderen Faktoren beim Ausfall von Lichtwirkungen die Entwicklungsphase von Bedeutung ist.) Unter Vernachlässigung dieses Ausnahmefalles kann zusammenfassend gesagt werden: *Die Ruderbewegungen der Daphnien befinden sich in strenger Abhängigkeit vom Licht im Sinne eines Phototonus.*

6. Einwirkung des Lichtes auf die Verdauung.

Schon die Farbveränderung des Darminhaltes bei den Dunkeltieren ließ auf eine Einwirkung des Lichtes bei der Verarbeitung der Nahrung schließen, was die nun mitzuteilenden genaueren Untersuchungen bestätigen sollten. Leider ist über den Verdauungsvorgang, den Auf- und Abbau des Fettkörpers der Daphnien zu wenig bekannt, als daß daran hätte angeknüpft werden können. Im einzelnen wurde folgendes untersucht:

a) Füllung und Leerung des Darmes,
b) Ausnutzung der Nahrung,
c) Verhalten des Fettkörpers (Auf- und Abbau desselben).

Ernährungsphysiologisch gehören die Daphnien zu den „Partikelsammlern". Sie leben von feinsten, im Wasser suspendierten Teilchen, d. h. von kleinsten Organismen und den Zerfallsprodukten tierischer und pflanzlicher Körper, die sie mit Hilfe eines komplizierten Fangapparates einfangen, verkleben und durch einen Schluckakt in den Darm aufnehmen. Bezüglich der Funktion der Borstenfilter an den Beinen gehen die Ansichten auseinander. Bauer (1921) nimmt an, daß sie zur Fernhaltung größerer Teile von der Mundöffnung dienen, während die kleinen zur Nahrung verwendeten Teilchen ungehindert passieren. Storch (1925) glaubt dagegen, die Partikelchen würden auf dem Filter gesammelt und periodisch dem Munde zugeführt. Die Schnelligkeit der Nahrungsaufnahme, die Naumann (1925) für einige Formen untersucht und durch den sogenannten Erneuerungskoeffizienten ausgedrückt hat, betrug bei *Daphnia* 20—30 Minuten. Ich konnte die Angaben Naumanns im wesentlichen bestätigen. Bei *D. pulex* und *Simoceph.* war nach 15—40 Minuten der Darm gefüllt, während die Entleerung etwa 5 Stunden beanspruchte. Selbstverständlich wird der Koeffizient nicht nur von der Nahrung selbst, sondern auch von den sonstigen äußeren und inneren Faktoren mitbestimmt.

Um die Wirkung verschiedener Lichtintensität auf die Ernährungsvorgänge festzustellen, wurde zunächst folgende Versuchsanordnung gewählt:

Je 5—10 Versuchstiere (*D. pulex* und *Simoceph.*) aus gleicher Zucht, in gleichem Entwicklungsstadium wurden in die Versuchsgläschen gebracht und unter Zimmerlicht, Dämmerung und Dunkelheit im Wärmeaquarium — wie bei den Vermehrungsversuchen — unter genau den gleichen Bedingungen beobachtet, und zwar zunächst gut ernährte Tiere bei reichlicher Nahrung, um die Farbveränderung des Darminhaltes zu untersuchen.

Bei Tieren, die unter normalen Bedingungen bei Algenfütterung untersucht wurden, war die Färbung des Darm- und Leberhörncheninhaltes folgende: Leberhörnchen hell- bis dunklergrün, der Anfangsdarm hell- bis dunkelgrün. Im Mitteldarm nimmt das Grün an Reinheit zum Enddarm hin ab — die Färbung geht in graugrün, im letzten Enddarmstück in braungrün über.

Wurden die Tiere nun bei reichlicher Nahrung in die verschiedenen Lichtverhältnisse gebracht, so konnte sowohl bei allen Dämmerungs- als auch besonders den Dunkeltieren ein auffallender Farbumschlag des Darminhaltes beobachtet werden. Nach etwa $1^1/_2$ Stunden tritt der Unterschied schon deutlich in Erscheinung. Während bei den Helltieren die Färbung die gleiche blieb, verschwand das Grün bei den Dä- und Du-Tieren immer mehr, bis nach etwa 5 Stunden bei 24° C der ganze Darm- und Leberhörncheninhalt, insbesondere bei den Du-Tieren dunkelbraun gefärbt war. Bei jeder Kontrolle wurde das Nahrungswasser gewechselt. Die am Boden sich absetzenden Algen zeigten bei den Dä- und Du-Zuchten nicht die geringste Veränderung, so daß der Farbunterschied nicht etwa auf eine Einwirkung des Lichtes auf die Nahrung selbst zurückgeführt werden kann. Bei dieser Anordnung bestand allerdings zunächst die Möglichkeit, daß die Helltiere stets frische schwimmende Nahrung aufnahmen, während die Dä- und Du-Tiere durch den Lichtentzug infolge ihrer geringeren Beweglichkeit (siehe oben) daran gehindert wurden. Doch sollte sich auch dieser Einwand als nichtig erweisen.

Es wurden nämlich nunmehr reichlich ernährte Tiere mit grünem Darm in Licht, Dämmerung und Dunkelheit gesetzt bei derselben Anordnung nur ohne jegliches Futter. Um zu verhindern, daß die Nahrung, die den Darm schon passiert hatte, wieder aufgenommen wurde, wurden die Gefäße bei jeder Kontrolle (stündlich) gewechselt. Auch hier trat der Farbumschlag wieder deutlich hervor. Die Dä- und Du-Tiere zeigten nach etwa 2 Stunden hell- bis dunkelbraunen Darminhalt, während bei den Lichttieren erst mit sich leerendem Darm eine Farbveränderung nach etwa 4 Stunden einsetzte. Es kann sich also bei der Farbveränderung des Darminhaltes nur um eine Einwirkung des Lichtentzuges handeln, um eine chemische Veränderung der aufgenommenen Nahrung durch Lichtmangel, die dem Organismus zum Schaden gereicht. Beobachtet man nämlich diese Tiere weiter, so ergibt sich die Tatsache, daß die Dä-

und Du-Tiere ohne Nahrung viel rascher zugrunde gingen als die Helltiere. Trotzdem der Darm der Dä- und Du-Tiere meist noch gefüllt war, und der Fettkörper der Dunkeltiere (siehe unten) besonders gut ausgebildet war. Weitere Versuche, die ich mit Hungertieren anstellte, bestätigten diesen Befund. Wurden nämlich Hungertiere, d. h. Tiere mit völlig leerem Darm mit guter, gemischter Nahrung versehen und in Licht, Dämmerung und Dunkel gebracht — bei sonst gleichen Bedingungen — so wurde wohl von allen Individuen Nahrung aufgenommen, doch gingen die Dä-Tiere zum größten Teil, die Du-Tiere alle zugrunde. So ergab z. B. ein am 18. XI. 1926 angesetzter Versuch, daß von je 7 Hungertieren (Licht, Dämmerung, Dunkel) am 24. XI. noch 5 Hell-, 1 Dä- und gar kein Dunkeltier lebten. Ein anderer am 25. XI. 1926 begonnener Versuch mit je 10 Hungertieren ergab am 26. XI., daß 6 Hell-, 4 Dä- und wiederum kein Du-Tier lebten. Auch von den Du-Tieren war wohl Nahrung aufgenommen worden, jedoch erschienen die Leberhörnchen völlig farblos, eine Verdauung wurde nicht eingeleitet.

Aus den zahlreichen Versuchen (an insgesamt 250 Tieren) muß geschlossen werden, daß in der Dunkelheit die aufgenommene Nahrung nicht voll verwertet werden kann. *Das Licht fördert die Verarbeitung der Nährstoffe, Dunkelheit hemmt sie.*

Aufbau und Abbau des Fettes.

Welch hohe Bedeutung dem Licht für die vegetativen Prozesse zukommt, zeigten vor allem die Versuche über den Aufbau und Abbau des Fettes.

Die Methode war die bisher angewandte. Es wurde streng auf die gleichen Bedingungen geachtet. *D. pulex* gleicher Entwicklungsstufe wurde bei gleicher Temperatur und Nahrung in Licht, Dämmerung und Dunkelheit beobachtet, nachdem schon bei den ersten Versuchsserien über die Verarbeitung der Nahrung im Darm typische Unterschiede am Fettkörper aufgefallen waren. Es wurden nunmehr zunächst insgesamt 355 Normaltiere bei guter Nahrung und 17—20° C unter den verschiedenen Lichtverhältnissen auf die Veränderung des Fettkörpers betrachtet. Die Versuchsdauer betrug 4—20 Tage bei täglicher Nahrungserneuerung. Die Untersuchung erfolgte in der Weise, daß alle Tiere gleichzeitig in Sublimat fixiert und mit einem Gemisch von Scharlachrot und Sudan III (1 : 1) gefärbt wurden. Diese Fettfärbung hatte sich im Laufe der Untersuchungen als sehr günstig erwiesen. Beide Farben waren in heißem 70%igem Alkohol gelöst und dann im Verhältnis 1 : 1 gemischt worden. Untersucht wurde in Glyzerin.

Die Lage und Verteilung der Fettzellen im Körper normaler Tiere ist sehr unregelmäßig. Am häufigsten treten sie ventral und dorsal vom Anfangsdarm auf, ferner einzeln und in Gruppen zusammenhängend im

Körper zerstreut, zum Teil Zellstränge bildend. Ihre Größe ist außerordentlich verschieden und von dem jeweiligen Ernährungszustande abhängig. Während Hungertiere nichts von Fettzellen erkennen lassen, sind bei solchen, die sich unter günstigen Lebensbedingungen befanden, die in den Zellen enthaltenen Tropfen sehr entwickelt. Besonders die Männchen fallen durch ihren starken, intensiv gefärbten Fettkörper auf, und zwar finden sich bei allen gut ernährten Tieren stets nur kleine bis mittelgroße Tropfen. Sobald aus irgendeinem Grunde eine Depression eintritt, bilden sich große Kugeln neu oder durch Zusammentreten kleinerer Tropfen.

Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 4. *D. pulex*. Helltier mit kleinen Fetttropfen.
Abb. 5. *D. pulex*. Helltier mit kleinen Fetttropfen.

Die von mir wiederum in Vergleichsversuchen (Hell-, Dä-, Du-) untersuchten Tiere zeigten keinerlei Fett bei Beginn des Versuches. Sehr bald machte sich nun der Einfluß des Lichtes bzw. der Dunkelheit auf den Fettkörper bemerkbar. Bei den Helltieren hatte sich entweder überhaupt kein sichtbares Fett, oder solches nur in kleinen bis mittleren Tropfen gebildet, *während es bei den Dunkeltieren zu reichlicherem Fettansatz in Form der großen farblosen Kugeln kam* (siehe Abb. 4—7).

Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 6. *D. pulex*. Dunkeltier mit großen Ölkugeln.
Abb. 7. *D. pulex*. Dunkeltier mit großen Ölkugeln.

Die Aufspeicherung von Fett in den Fettzellen wird also durch die Dunkelheit gefördert. Der Aufbau geschieht dabei im allgemeinen in Form von großen Kugeln. Die Form des Fettkörpers in großen Kugeln ist auf irgendeine Depressionserscheinung zurückzuführen. So machte schon Fritzsche die Beobachtung, daß sich in einer Zucht, die sich nicht unter

den besten Ernährungsbedingungen befand, einige Tiere mit größeren Fettkugeln fanden. Während ich anfangs diese Erscheinung als Einfluß der Dunkelheit allein anzusehen geneigt war, fand ich später auch bei Hellzuchten, die ungünstigen Nahrungsbedingungen ausgesetzt waren, das Auftreten der großen farblosen Fettkugeln und eine Auflösung der im Brutraum befindlichen Eier oder Embryonen (siehe Abb. 8). Die Bildung großer Fettkugeln in der Dunkelheit ist also auf eine Störung der Stoffwechselvorgänge zurückzuführen — ein weiterer Beweis für die allgemeine ungünstige Beeinflussung des Stoffwechsels durch Lichtentzug.

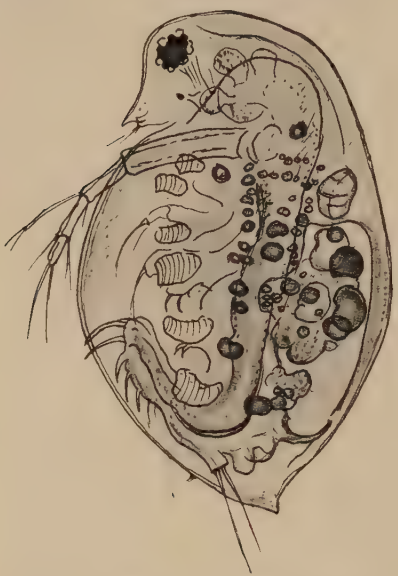

Abb. 8. *D. pulex* in Depression, mit großen Ölkugeln. — Eier im Brutraum in Auflösung.

Während diese Versuche mit gut ernährten, wenn auch zunächst fettfreien Tieren angesetzt wurden, benutzte ich für die folgenden Reihen Hungertiere, d. h. solche Individuen, die in besonderer Hungerzucht gehalten waren und völlig farblosen Darm, durchsichtige Leberhörnchen und natürlich auch keinerlei Fett besaßen. Die Versuchsanordnung wurde beibehalten. Die Versuchsdauer betrug bei allen Versuchen 4 Tage, beobachtet wurden 145 Tiere.

Zunächst ergab sich bei dieser Anordnung eine Bestätigung der oben angeführten Fütterungsversuche. Eine große Anzahl der Du-Tiere ging trotz der aufgenommenen Nahrung ein. Von 42 lebenden Du-Tieren hatten nach 4 Tagen 33 Fett gebildet und zwar 18 in großen Kugeln — von diesen wieder 15 nur im Eierstock oder in den Embryonen. Bei 15 Tieren waren nur ein oder zwei sehr kleine Tröpfchen unter dem Mikroskop festzustellen. Von der gleichen Anzahl Helltiere zeigten 39 Fett und zwar 34 eine starke Anhäufung in kleinen und mittleren Tropfen, ein Tier hatte weniger angesetzt und 4 Tiere nur im Eierstock oder in den Embryonen. *Licht fördert, Dunkelheit hemmt den Aufbau des Fettes.* Das Licht bzw. die Dunkelheit bedingen also den Ablauf bestimmter chemischer Vorgänge im Organismus, und zwar spielen sich diese Vorgänge unter dem Einfluß des Lichtes anders ab, als unter Einwirkung der Dunkelheit. *Das Fehlen der normalen Lichtbedingungen führt zu Störungen im Organismus.*

Abbau des Fettes.

Es ist schon bemerkt worden, daß bei den Du-Tieren weder die im Darm befindliche Nahrung, noch vorhandene Reservestoffe (Fett) in der Dunkelheit voll ausgenutzt werden können. Um den Abbau des Fettkörpers bei Lichtentzug genauer zu untersuchen, wurden bei gleicher Versuchsanordnung je 6—12 (im ganzen 74) *D. pulex* mit bräunlichem, starkem Fettkörper bei Licht und Dunkelheit bei einer Versuchsdauer von 6—11 Tagen bei mäßiger Nahrung beobachtet. Fixiert und gefärbt wurde wie bei den früheren Versuchen.

Auch hier war trotz der sonst gleichen Bedingungen ein großer Teil der Du-Tiere (13) eingegangen, ohne weder die im Darm befindliche Nahrung noch das Fett aufgebraucht zu haben. Von den noch lebenden 25 Du-Tieren besaßen nach Ablauf der Versuchsdauer 14 Individuen große farblose Fettkugeln, 11 Tiere von den 38 eingesetzten hatten das vorhandene Fett zum Teil ausgenutzt, während sich bei den 36 Helltieren 33 ohne jegliche Spur von Fett befanden. Nur 3 dieser Tiere wiesen noch kleinere Tropfen auf. *Licht fördert, Dunkelheit hemmt den Abbau des Fettkörpers, Lichtentzug führt zu Störungen auch in der Ausnutzung des Reservefettes* (siehe Abb. 8).

Besonderes Interesse gewinnen diese Beobachtungen an Daphnien durch den Vergleich mit entsprechenden Befunden an anderen Tierarten. So hat Moleschott (1881—85) mit Kaulquappen experimentiert. Diese Tiere starben ohne Nahrung in schwächerem Lichte rascher als in hellem. Er zieht hieraus allerdings den Schluß, daß das im Körper verfügbare Material im Dunkeln schneller aufgezehrt werde. Adducco hat bei hungernden Tauben im Dunkeln bedeutend langsamere Gewichtsverringerung gefunden als im Licht. Graffenberger hat nach Jesionek (1910) festgestellt, daß das Körpergewicht wachsender Kaninchen in der Dunkelheit mehr steige als in diffusem Tageslicht, weil es zur Bildung und Ablagerung von reichlicherem Fett komme.

Die bisher gewonnenen Ergebnisse berechtigen zu der Annahme, *daß das Innehalten optimaler Lichtbedingungen für das normale Stoffwechselgeschehen der Tiere von Wichtigkeit ist*; denn nicht nur die Menge pflanzlicher Nahrung im Wohngebiet, die zum größten Teil vom Lichte abhängig ist und ihrerseits mittelbar den Ernährungszustand der Daphniden bestimmt, muß sich mit den Lichtverhältnissen ändern, sondern nicht minder auch, wie die Versuche ergaben, die allgemeinen Stoffwechselerscheinungen der Tiere selbst. Bei allen Zuchtversuchen mit Daphniden müssen also in Zukunft außer Temperatur und Nahrung in weitgehenderem Maße als bisher auch die Lichtverhältnisse beachtet werden.

Auf welche Teilprozesse des Stoffwechsels das Licht von maßgebendem Einfluß ist, bedarf allerdings noch weiterer Spezialuntersuchungen.

Wohl liegt eine Reihe von Untersuchungen vor, die sich mit der Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung vom Licht befassen (Raum 1889, Fubini 1876, Moleschott 1881—85), und die auch berücksichtigen (Loeb 1913, Chassanowitz 1872, Pütter 1911), daß der Unterschied zwischen der bei Lichtzutritt und im Dunkeln ausgeschiedenen Kohlensäuremenge nicht etwa von der größeren Beweglichkeit der Tiere im Licht abhängt, aber die Frage, in welcher besonderen Weise das Licht einwirkt, ist noch wenig geklärt. Moleschott kommt wohl als erster auf Grund seiner Beobachtungen zu folgendem Schluß: Alles in allem genommen muß man dem diffusen Licht einen anregenden Einfluß auf den Stoffwechsel zuschreiben, der als eine Reizwirkung aufzufassen ist, welche mittelbar das Zerfallen der organischen Stoffe im Tierkörper beschleunigt, so daß mehr Sauerstoff verbraucht, mehr Kohlensäure abgegeben wird. Dieser reizende Einfluß wird durch die Augen und durch die Haut vermittelt. Da er aber auch an überlebenden Geweben, die aus dem Zusammenhang mit dem Organismus gelöst sind, stattfindet, so bedarf der Reiz, um seine Wirkung zu entfalten, nicht des Umweges über die Bahnen des Nervensystems. Quincke nimmt nach Jesionek (1910) an, daß das Licht imstande ist die Oxydationsvorgänge in den Zellen zu steigern und damit den Stoffwechsel zu erhöhen.

Alle organischen Verbindungen werden ja im Licht chemisch verändert, sie sind, wie Neuberg (1910) an 62 meist physiologisch wichtigen Verbindungen gezeigt hat, photosensibel. Neuberg weist darauf hin, daß diese Wirkung des Lichtes zur Klärung des Heliotropismus beizutragen imstande sei, und Ostwald kommt zu dem Ergebnis, daß die phototropischen Reaktionen in engem Zusammenhang mit der allgemeinen Gewebsatmung stehen und die phototropischen Reaktionen lebenserhaltende Vorgänge seien. Positiv heliotropische Tiere sind peroxydasearm und katalysereich, bei negativen ist es umgekehrt. Bei den von mir unterhaltenen Hungerzuchten konnte ich eine außerordentliche hohe Lichtempfindlichkeit (positive Phototaxis) beobachten, die nachließ, sobald reichliche Nahrung hinzugesetzt wurde. Dieses starke Lichtstreben hörte auf, wenn die Tiere durch den Nahrungsmangel geschwächt waren. Nach Loeb sind ja auch die Raupen von *Porthesia chrysor.* nur so lange positiv phototaktisch als sie hungrig sind. Da eine gleiche Steigerung der positiven Phototaxis durch Zusatz von Säure erreicht wird, so kann man bei den Hungertieren vielleicht auf eine *endogene Acidose* schließen, die hier eintritt, sobald die Kohlenstoffe verbraucht sind und nur noch vorhandene Fette umgesetzt werden können, so daß die Entstehung freier Säuren die gleiche Wirkung ausüben würde, wie der Zusatz von Säure in das Medium. Das Auftreten einer Acidose beim hungernden Organismus hat Junkersdorf in zwei Fällen bei Hungerkünstlern untersucht und in einem Falle eine starke Säuerung des Blutes fest-

gestellt. Bei Algen ist die assimilierende Tätigkeit in starkem Lichte so groß, daß dadurch der Säuregehalt des Wassers erheblich verringert werden kann und darauf dürfte ihre im hellen Lichte verminderte Phototaxis beruhen. Es könnten dem heliotropischen Stimmungswechsel auch hier Stoffwechseländerungen parallel laufen, wie Ostwald (1903) bei Schwärmzellen von Algen nachgewiesen hat.

In diesem Zusammenhang könnte auch die Bedeutung der bei vielen Planktontieren beobachteten periodischen vertikalen Wanderungen als biologisch wichtiger Vorgang einleuchtend werden. Unter dem Einfluß periodischen Wechsels von Licht und Dunkelheit vollziehen sich spezifische periodische Vorgänge im Organismus, die sich in periodischen Bewegungen äußern (vgl. besonders Bauer 1912 und H. Menke 1911). Über die besondere Art der Lichtwirkung haben bisher nur Keeble und Gamble (1900—1905) und Bauer (1912) spezielle Ansichten geäußert. Die ersteren glaubten eine echte Photosynthese bei Krebsen gefunden zu haben, als deren Produkt sie das Fett in den Chromatophoren betrachteten. Bauer ist dagegen durch seine Untersuchungen an Garneelen zu der Anschauung gelangt, daß die Lichtwirkung nur als *Reaktionsbeschleunigung* aufgefaßt, nicht aber von photochemischer Synthese bei Tieren gesprochen werden kann. Im besonderen sei es der intermediäre Fettstoffwechsel, der an das Vorhandensein einer bestimmten Lichtintensität gebunden sei und diese Intensität werde durch phototaktische Bewegungen und durch reflektorische Gestaltsveränderungen der als Filter wirkenden Chromatophoren aktiv geregelt.

II. Untersuchung der Herztätigkeit.

Keeble und Gamble fanden in dem Verhalten der von ihnen beobachteten Krebse bei Tag und Nacht einen Unterschied. Nicht nur die chemische Reaktion gewisser Organe (Leber, Muskel) war anders, auch die Zahl der Herzschläge war in der Nacht etwa doppelt so groß wie am Tage, so daß die Verfasser auch daraus auf eine Periodizität des Stoffwechsels schlossen. Auch Menke konnte bei *Idothea* feststellen, daß die Zahl der Herzschläge nachts fast doppelt so groß ist wie bei Tage. Er glaubte ebenfalls, da eine Steigerung der Frequenz des Herzschlages auf stärker ablaufende chemische Vorgänge schließen läßt, aus diesem Befund eine Tag- und Nachtperiodizität des Stoffwechsels annehmen zu dürfen. Bauer hat bei *Idothea tricuspidata* eine ausgesprochene Tag- und Nachtperiodizität nachgewiesen, so daß zwischen der Herzschlagfrequenz und der allgemeinen Assimilationstätigkeit wohl mit Recht enge Beziehungen vermutet werden dürfen.

Über die Herztätigkeit bei Daphniden und über die sie beeinflussenden Reize finden sich in der Literatur nur vereinzelte Angaben. Die Schlagfrequenz unterliegt sehr großen individuellen Schwankungen. So hat

Knoll (1893) auf die Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz von der Größe der Tiere hingewiesen. Er bestimmte die Pulszahl bei 12 Daphnien bei 20—22° C im Mittel mit 228, mit Grenzwerten von 188 und 289 in der Minute. Der Herzschlag ist in der Regel streng rhythmisch und nur ausnahmsweise, zusammenfallend mit Unruhe des Tieres, tritt vorübergehendes Aussetzen oder sonstige Unregelmäßigkeit auf. Nach Leydig (1860) beträgt die Schlagfrequenz 200—250 in der Minute. W. A. Cunnington (1903) gibt die Zahl der Herzschläge mit 250—300 in der Minute bei normalen Tieren an. Von äußeren Einflüssen ist die Einwirkung der Temperatur, des elektrischen Stromes und von Herzgiften von Knoll und V. Bandler (1893/94) untersucht worden. Jedoch ist man über die Innervation des Daphnienherzens noch nicht zu einem endgültigen Ergebnis gelangt. Da bei allen daraufhin untersuchten „höheren" Crustaceen hemmende Herznerven und bei manchen auch fördernde nachgewiesen sind, liegt die Vermutung nahe, daß diese doppelte Innervation in der Klasse der Crustaceen allgemein verbreitet ist. Knoll und auch Bandler sprechen jedoch auf Grund ihrer Untersuchungen von dem „nervenlosen" Daphnienherzen, da ein Herznervensystem bei den Daphnien nicht nachweisbar sei. Andererseits schreibt Bethe (1926): „Ein Herz, das ohne jeden Zweifel einen rein muskulären Rhythmus besitzt, ist zurzeit nicht bekannt."

Für die Frage ob die Herztätigkeit bei Daphnien als Ausdruck für den Stoffwechselvorgang angesehen werden kann, könnten auch die Untersuchungen von Fritzsche Bedeutung haben. Er hat durch Gefrierpunktsbestimmungen den Nachweis erbracht, daß je besser die Ernährungslage der Daphnien ist, um so mehr der Gewebsdruck steigt, daß gut ernährte Tiere einen höheren osmotischen Binnendruck aufweisen als schlecht ernährte. Es sei überhaupt der Binnendruck im weitesten Maße im Leben einer Daphnie Schwankungen ausgesetzt, je nach Alter, Generations- und Wurfzahl, Nahrungsbedingungen usw. Leider ist bei diesen Untersuchungen auf die Tätigkeit des Herzens nicht geachtet worden.

Das Zählen der Herzschläge machte bei einiger Übung keinerlei Schwierigkeit. Das zu untersuchende Tier wurde auf ein Uhrglasschälchen gebracht, das Wasser etwas abgesaugt und, nachdem das Tier sich beruhigt hatte, unter dem Binokular an Hand der Stoppuhr nach der Punktiermethode gezählt, d. h. es wurde bei jedem Herzschlag mit dem in gleichem Rhythmus bewegten Bleistift ein Punkt aufgezeichnet, und die Punkte nach Schluß der Beobachtung zusammengezählt.

Durch die Festlegung der Tiere im Uhrglasschälchen wurde die Herztätigkeit in der zur Beobachtung nötigen Zeit nicht beeinflußt. Die zu diesem Zwecke angestellten Vorversuche hatten folgendes Ergebnis:

1. *D. pulex* wird in ein Uhrglasschälchen gebracht, das Wasser abgesaugt, der Herzschlag sofort gezählt und weiter in Abständen von 1—15 Minuten je 30 Sekunden:

4^{54} : 138 Schläge,
4^{59} : 134 „
5^{04} : 134 „
5^{14} : 136 „ Abdomen etwas eingezogen;
5^{24} : 144 „ Körper geschrumpft;
5^{39} : 151 „ Körper sehr geschrumpft;
5^{43} : 144 „ Herz in Systole sehr schwach arbeitend;
5^{45} : Schläge nicht mehr zählbar;
5^{46} : Herz still;
5^{47} : etwas Nahrungswasser hinzugesetzt;
5^{51} : die unteren Ruderfüße zeigen ganz schwache Bewegungen, Herz noch still;
5^{56} : Herz beginnt ganz schwach wieder zu arbeiten.

Ins Versuchsgläschen unter optimale Bedingungen zurückgebracht, ist das Tier dort am nächsten Tage tot.

2. Ein zweites Tier wird in gleicher Weise beobachtet:

4^{55} : 126 Schläge,
5^{00} : 124 „
5^{05} : 126 „
5^{15} : 140 „
5^{25} : 156 „ Körper sehr geschrumpft;
5^{40} : Herz in Systole, Herzschläge nicht mehr sichtbar;
5^{41} : etwas Wasser hinzugesetzt, das Herz beginnt fast sofort wieder zu arbeiten, der Körper streckt sich;
5^{45} : Herz an Größe zugenommen, Systole stärker als Diastole;
5^{54} : 146 Schläge, Herz jedoch noch sehr geschrumpft.
Auch dieses Tier ist am nächsten Tage tot.

Abgesehen von der ersten Einwirkung der Festlegung, die jedoch nur zu einer kaum merklichen Beschleunigung der Herztätigkeit führt, ist der Herzschlag in den ersten 10 Minuten völlig normal. Schädigungen treten erst sehr viel später auf, so daß diese Versuchsanordnung eine Fehlerquelle für meine Untersuchungen kaum enthalten dürfte. Außerdem sind alle Tiere unter genau den gleichen Bedingungen untersucht worden und die beobachteten Unterschiede bei verschiedener Beleuchtung konstant.

Gleich bei meinen ersten Zählungen machte ich die Beobachtung, daß der Herzschlag mit zunehmendem Alter der Tiere schneller wird, bis zur ersten Eibildung, nach dem Abwerfen der Embryonen sich verlangsamt und mit zunehmender Eireife sich wieder steigert, daß ferner junge Tiere den schnellsten Herzschlag haben, desgleichen Männchen, die ungewöhnlich viel Fett aufgespeichert haben. Je älter die Tiere, desto träger der Herzschlag. Desgleichen wiesen Tiere mit Eiern oder Embryonen im Brutraum rascheren Herzschlag auf als solche mit leerem Brutraum. Daß alle Tiere unter genau den gleichen Außenbedingungen untersucht wurden, sei nochmals erwähnt.

Simoceph., geb. am 11. VI. 1926 bei 20° C.

3 Stunden alt:	169—170 Schläge,		
1 Tag	„ 165—171	„	
3 Tage	„ 180—174	„	
4 „	„ 180—187	„	Eier im Eierstock;
5 „	„ 193—197	„	Eier im Brutraum;
6 „	„ 170—176	„	Embryonen abgeworfen;
7 „	„ 182—191	„	Eier im Eierstock;
8 „	„ 191—195	„	Embryonen im Brutraum;
10 „	„ 156—160	„	Embryonen abgeworfen;
11 „	„ 164—164	„	Brutraum leer.

Es wurden je zwei Zählungen hintereinander in je 30 Sekunden vorgenommen.

Es zeigt sich hier deutlich die mit zunehmender Eireife beschleunigte Herztätigkeit, die auf einen erhöhten Stoffwechsel schließen läßt. Fritzsche führt ihn auf die Menge der im Blut enthaltenen Nährstoffe und Salze zurück, die dem Eierstock als Nahrung zugeführt werden und ihrerseits den hohen osmotischen Druck hervorrufen. Er vermutet ferner, daß aller Wahrscheinlichkeit nach sich mit dem Heranwachsen der Tiere ein langsamer Zuwachs des osmotischen Druckes einstellt. Diese Annahme glaube ich als weitere Bestätigung für meine Befunde, die ich machte, bevor mir Fritzsches Arbeit zu Gesicht kam, annehmen zu können.

Weiterhin untersuchte ich an einer *Pulex*-Zucht bei 16° C eine Reihe Tiere, die sich in den verschiedensten Entwicklungsstadien befanden:

Junge Tiere (die wie sehr alte Tiere auf Lichtreize schwach oder gar nicht reagieren)	141—154—143—139—148
Junge Weibchen mit geschwollenem Eierstock . . .	131—133—136—135—137
Mittelgroße Weibchen, Eier im Brutraum	126—128—129—126—129
Große Weibchen, Brutraum leer	116—117—115—113—119
Weibchen mit Ephippium$_1$	118—122—120—124—121
Männchen mit sehr vielem Fett	144—146—152—145—142

Von je einem Tier wurde je eine Zählung in 30 Sekunden vorgenommen.

Es zeigte sich also aus diesen Beobachtungen, daß junge Tiere und die kleinen fettreichen Männchen den schnellsten Herzschlag aufweisen, junge Weibchen wiederum eine beschleunigtere Herztätigkeit als ältere haben. Bei *Ephippial*-Weibchen und alten Weibchen mit leerem Brutraum ist der Herzschlag am trägsten, eine Tatsache, die mit Fritzsches Binnendruckuntersuchungen wiederum übereinstimmt, daß nämlich bei älteren Weibchen im allgemeinen der Druck geringer ist als bei jüngeren Tieren. Mit zunehmendem Alter verlieren die Bewegungen an Intensität und die Reizbarkeit wird geringer. Es stellt sich mit diesen Erscheinungen eine durchschnittliche Verminderung des Binnendrucks ein, eine Verlangsamung des Herzschlages und eine abnehmende Stoffwechselintensität. Es darf also angenommen werden, *daß auch bei den Daphnien Herzschlag und Stoffwechsel in engem Zusammenhang stehen.*

1. Erregbarkeit des Herzens durch Lichtreize.

Die Beobachtungen des Herzschlages führten zu interessanten unerwarteten Ergebnissen, nämlich zum Nachweis einer Beeinflußbarkeit des Herzschlages durch Wechsel der Lichtintensität. Brachte ich Tiere, *Simoceph.* oder *D. pulex*, in die Dunkelkammer, nachdem ich vorher den Herzschlag festgestellt hatte, und zählte dort, so war bei allen Tieren eine Beschleunigung der Herztätigkeit eingetreten. Untersuchte ich umgekehrt Dunkeltiere und wiederholte die Zählung im Hellen, so konnte ich stets eine Verlangsamung des Herzschlages feststellen, z. B.

D. pulex	Hell:	146	Dunkel:	167 :	+21
	„	138	„	456 :	+18
	„	133	„	143 :	+10
Simoceph.	„	126	„	145 :	+19
	„	130	„	148 :	+18
	„	132	„	150 :	+18
D. pulex	Dunkel:	164	Hell:	141 :	—23
	Dunkel:	151	„	129 :	—22
Simoceph.	„	182	„	161 :	—21
	„	183	„	155 :	—28

Wenn auch darauf geachtet wurde, daß auch bei dieser Versuchsanordnung unter gleichen Bedingungen untersucht wurde, so könnten doch eventuell kleinste Temperaturunterschiede das Ergebnis beeinflußt haben. Es wurde deshalb bei den folgenden Beobachtungen der Wechsel der Lichtintensität nur durch verschiedene Spiegelstellungen hervorgerufen. Normales Licht (N) wurde mit einem Mattspiegel, d. h. einem rauhen, weißen Pappspiegel, starkes (H) mit dem Planspiegel und Dunkelheit (D) durch Abblenden erzeugt. Gezählt wurde der Herzschlag sofort nach dem Lichtwechsel je 30 Sekunden. Ob als Lichtquelle normales Tageslicht oder etwa eine elektrische Lampe mit vorgeschaltetem Ferrosulfatfilter benutzt wurde, war ohne Belang.

Um nur einige Zahlen aus der großen Versuchsreihe anzuführen, sei eine Beobachtung mit *D. pulex* und *Simoceph.* vom 20. VII. 1926 angegeben, die bei bedecktem Himmel abends 7 Uhr 30 bei 25° C gemacht wurde:

D. pulex				*Simoceph.*			
1. N: 165	+10	2. N: 158	+12	1. N: 172	+11	2. N: 185	+ 8
D: 175	−21	D: 170	−23	D: 183	−28	D: 193	−30
H: 154		H: 147		H: 155		H: 163	

Auch Tiere, die am selben Tage aus dem Marienforster Teich geholt waren, zeigten die Reaktion auf den Wechsel der Lichtstärke sehr deutlich:

1. N: 159	−18	2. N: 169	−21	3. N: 173	−20	4. N: 150	−17
H: 141	+18	H: 148	+16	H: 153	+21	H: 133	+18
D: 159	−22	D: 164	−23	D: 174	−19	D: 151	−22
H: 137		H: 141		H: 155		H: 129	

Es ist, wie alle Versuche ergaben, gleichgültig, ob auf den Dunkelreiz der Lichtreiz folgt oder umgekehrt. *Stets tritt auf Verminderung der Lichtintensität eine Beschleunigung, auf plötzliche Lichtzunahme eine Verlangsamung des Herzschlages ein.*

a) Einfluß eines kurzen Lichtreizes auf die Herztätigkeit.

Auch ein kurzer Lichtreiz beeinträchtigt die Herztätigkeit. Es wurden am 4. VIII., 7. VIII. und 23. VIII. 1926 je sechs *D. pulex* nach einem Lichtreiz von 10, 5, 2, $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_8$ Sekunden untersucht, nachdem die Tiere einen Tag zuvor bei reichlicher Nahrung in die Dunkelkammer bei rotem Licht gebracht waren. Der Herzschlag wurde bei rotem Licht zunächst festgestellt, sodann ein bestimmter Lichtreiz (50kerzige Birne, 30 cm Abstand, Ferrosulfatfilter) ausgeübt und sofort bei rotem Licht gezählt.

Ergebnisse:

10 Sekunden			5 Sekunden		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
175	163	12	156	135	21
175	157	18	158	137	21
167	147	20	164	148	16
186	168	18	189	170	19
181	166	15	167	153	13
177	162	15	163	150	13
	Mittelwert:	16,3		Mittelwert:	17,2

2 Sekunden			$^1/_2$ Sekunden		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
176	149	27	165	134	31
170	145	25	170	138	32
162	144	18	164	145	19
163	137	26	180	155	25
158	139	19	178	146	32
165	142	23	159	132	27
	Mittelwert:	23		Mittelwert:	27,7

---

10 Sekunden			5 Sekunden		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
156	139	17	158	139	19
166	144	22	161	144	17
177	151	26	161	142	19
148	133	15	175	145	30
180	146	34	171	142	29
158	140	18	138	127	11 (Depression)
	Mittelwert:	22		Mittelwert:	20,8

---

2 Sekunden			½ Sekunde		
N:	H:	Unterschied	N:	H:	Unterschied:
165	143	22	167	140	27
156	137	19	169	139	30
158	140	18	163	136	27
153	136	17	161	138	23
174	146	28	155	135	20
161	143	18	180	143	37
	Mittelwert:	20,3		Mittelwert:	27,3

¼ Sekunde			⅛ Sekunde		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
156	134	22	157	137	20
156	140	16	159	137	22
154	143	11	160	147	13
165	149	16	166	136	30
156	145	11	164	146	18
158	143	15	166	167	19
	Mittelwert:	15,2		Mittelwert:	20,3

10 Sekunden			5 Sekunden		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
164	144	20	160	147	13
157	136	21	167	149	18
183	157	26	161	147	14
163	143	20	176	159	17
184	162	22	175	156	19
176	155	21	182	159	23
	Mittelwert:	21,7		Mittelwert:	17,3

2 Sekunden			½ Sekunde		
N:	H:	Unterschied:	N:	H:	Unterschied:
162	140	23	157	141	16
170	150	20	179	156	23
166	145	21	171	141	30
163	145	18	146	130	16
164	145	19	163	140	23
165	152	13	169	146	23
	Mittelwert:	18,8		Mittelwert:	21,8

b) Einfluß eines kurzen Dunkelreizes.

Wie ein kurzer Lichtreiz, so beeinflußt auch ein kurzer Dunkelreiz den Herzschlag. Allerdings trat der Unterschied bei dieser Versuchsanordnung nicht so stark hervor, wie es bei der dauernden Verdunkelung der Fall war. Am 7. VIII. 1926 wurde eine Anzahl *D. pulex* in die Dunkelkammer gebracht bei Belichtung mit 50kerziger Birne, die bei den Versuchen dann auf bestimmte Zeit ausgeschaltet wurde. Untersucht wurde bei gleichem Licht, an das sich die Tiere vorher adaptiert hatten (50 Kerzen, 30 cm Abstand, Filter).

Es ergab sich bei einem Dunkelreiz von

15	Sekunden	als	Mittelwert	6,0	Schläge	Beschleunigung
7	„	„	„	8,5	„	„
5	„	„	„	8,3	„	„
2	„	„	„	8,0	„	„
1	„	„	„	5,5	„	„
$^1/_2$	„	„	„	9,5	„	„

Auch bei diesen Versuchen wirkte der $^1/_2$ Sekunde dauernde Reiz am stärksten.

Die folgenden Versuche sollten die Entscheidung bringen, ob diese große Empfindlichkeit gegen Belichtung und Beschattung auf einer reflektorischen Verbindung zwischen Herz und Auge zurückzuführen war, was zunächst am wahrscheinlichsten erschien, oder ob eine direkte Erregbarkeit des Herzens oder des ganzen Tieres mit Rückwirkung auf das Herz in Frage kam. Diese letzte Möglichkeit mußte besonders erwogen werden, nachdem auch bei augenlosen Tieren sich noch eine große Empfindlichkeit bezüglich ihrer Bewegungen herausgestellt hatte, die im folgenden noch ausführlich zu schildern sein dürfte.

2. Einfluß einer lokalen Belichtung.

Versuchsanordnung: Als Versuchstiere wurden frische *D. pulex* benutzt. Die Anordnung war im großen und ganzen dieselbe wie bei den vorigen Versuchen. Die Öffnung des Objekttisches wurde mit doppeltem Papier bedeckt, so daß bei Benutzung des Hohlspiegels und Belichtung mit der Bogenlampe unter Zwischenschaltung eines Ferrosulfatfilters der Herzschlag des Tieres soeben noch beobachtet werden konnte. In dem aufgelegten Papier war mit feinster Nadel ein Loch angebracht, so daß hierdurch jede beliebige Stelle des Tieres belichtet werden konnte.

a) Belichtung des Hauptauges allein.

Bei diesen Versuchen mußte, wie Vorversuche ergaben, streng darauf geachtet werden, daß der Lichtstrahl ausschließlich nur das Auge traf und nicht auch das Herz durch den Lichtschein gestreift wurde. Die Tiere wurden zunächst bei diffuser Belichtung, dann sofort bei Beleuchtung des Auges in der angegebenen Weise je 30 Sekunden untersucht.

N = bei diffuser Belichtung, A = bei Belichtung des Auges allein.

N: 132 A: 132 } 0	N: 143 A: 143 } 0	N: 144 A: 144 } 0
N: 141 A: 141 } 0	N: 139 A: 138 } −1	N: 147 A: 146 } −1
N: 143 A: 141 } −2	N: 129 A: 126 } −3	N: 144 A: 141 } −3
N: 139 A: 140 } +1	N: 142 A: 143 } +1	N: 130 A: 132 } +2
	N: 133 A: 137 } +4	N: 133 A: 137 } +4

Zur Kontrolle wurden bei einigen Tieren zuerst das Auge, dann das Herz belichtet.

N: 132 } — 1	N: 122 } +2	N: 119 } — 2
A: 131 }	A: 124 }	A: 117 }
Herz: 121 } —10	Herz: 115 } —9	Herz: 96 } —21

Ein nur das Hauptauge treffender Lichtreiz hat also keinen Einfluß auf die Herztätigkeit. Die Erregbarkeit des Herzens durch Wechsel der Lichtintensität wird nicht durch das Auge vermittelt.

b) Belichtung des Herzens.

Wie die letzten Kontrollversuche schon zeigten, tritt bei plötzlicher Belichtung des Herzens eine Verlangsamung des Schlages ein. Alle darauf hin angestellten Versuche ergaben ein gleiches Resultat. (He = Herz.)

N: 150 } —23	N: 156 } —15	N: 140 } —16
He: 127 }	He: 141 }	He: 124 }
N: 148 } —18	N: 133 } —13	N: 137 } —16
He: 130 }	He: 120 }	He: 121 }
N: 138 } —16	N: 148 } —23	N: 133 } —9
He: 122 }	He: 125 }	He: 124 }
N: 141 } —13	N: 134 } —12	N: 145 } —15
He: 128 }	He: 122 }	He: 130 }

Tiere aus einer alten Laboratoriumszucht, die auch in ihren Bewegungen kaum auf Lichtreize reagierten, zeigten die Reaktion nicht sehr deutlich.

N: 135 } —3	N: 138 } —2	N: 141 } —5	N: 145 } —8
He: 132 }	He: 136 }	He: 136 }	He: 137 }

Frische Tiere verhielten sich dagegen, am gleichen Tage zur Kontrolle untersucht, ganz anders.

N: 140 } —17	N: 144 } —17	N: 120 } —22	N: 123 } —33
He: 123 }	He: 127 }	He: 98 }	He: 90 }

Bei plötzlicher Belichtung des Herzens tritt bei normalen Tieren stets eine Verlangsamung der Herztätigkeit ein, was auf eine direkte Beeinflussung des Herzens durch Lichtreize schließen läßt.

c) Belichtung des Hinterendes.

Nicht nur eine direkte Beleuchtung des Herzens beeinflußt seine Tätigkeit, sondern, wie die folgenden Versuche ergaben, auch die Bestrahlung eines anderen Körperteils, etwa des Hinterendes. Bei gleicher Versuchsanordnung wird nur die untere Darmkrümmung belichtet (Hi = Hinterende).

N: 135 } —11	N: 140 } — 8	Hi: 127 } —12	N: 145 } —9
Hi: 124 }	Hi: 132 }	N: 139 }	Hi: 136 }
N: 140 } —11	N: 139 } —7	N: 137 } —11	N: 146 } —10
Hi: 129 }	Hi: 132 }	Hi: 126 }	Hi: 136 }
N: 135 } —7	N: 139 } —10	N: 135 } —7	N: 143 } —14
Hi: 128 }	Hi: 129 }	Hi: 128 }	Hi: 129 }

So deutlich wie eine direkte Bestrahlung des Herzens wirkt die isolierte Beleuchtung des Hinterendes zwar nicht, doch ist eine Wirkung in allen Fällen vorhanden. An einen Nerveneinfluß ist wohl nicht zu denken, zumal die Belichtung des Auges und die des anschließenden Hirnteiles negativ ausgefallen war. Eher ist anzunehmen, daß durch die Bestrahlung irgendwelche den Herzschlag hemmenden Stoffe erzeugt und durch den Blutkreislauf dem Herzen mitgeteilt werden. Daß bei isolierter Beleuchtung des Hauptauges dieser Effekt ausbleibt, ist dann wohl darauf zurückzuführen, daß die Lichtstrahlen vom Pigment des Hauptauges absorbiert werden und daher auf größere Teile des Tieres nicht einwirken können. Daß allerdings so kurz dauernde Einwirkung bereits den geschilderten Effekt hat, muß entschieden auffallen.

Die folgenden Versuche sollten die *Dauer der Reaktion bzw. die Art ihres Abklingens* genauer feststellen.

Die Versuchsanordnung war dieselbe. Es wurde in der Dunkelkammer untersucht, entweder bei rotem Licht oder bei 50kerziger Birne unter Vorschaltung des Ferrosulfatfilters. Um die Wirkung dauernder Belichtung zu beobachten, wurden also die Tiere zunächst bei rotem Licht untersucht, sodann das Licht angeschaltet und der Herzschlag sofort wieder gezählt, weiter nach 1 oder 2 Minuten so lange, bis der normale Herzschlag sich wieder eingestellt hatte. In der Zwischenzeit wurde soviel Wasser in das Uhrglasschälchen gegeben, daß die Tiere sich frei bewegen konnten. Nur während der Zählungen lagen die Tiere fest.

3. Wirkung dauernder Belichtung.

1. Normal:	146 (dunkel adaptiert)	2. Normal:	141
Belichtet:	131 sofort gezählt	Belichtet:	131 sofort gezählt
	139 nach 2 Minuten		140 nach 2 Minuten
	143 „ 2 „		139 „ 2 „
	146 „ 2 „		140 „ 2 „
3. Normal:	133	4. Normal:	138
Belichtet:	118 sofort gezählt	Belichtet:	121 sofort gezählt
	128 nach 1 Minute		130 nach 2 Minuten
	132 „ 2 Minuten		137 „ 2 „
	135 „ 1 Minute		139 „ 2 „
	132 „ 1 „		

Ein dauernder Lichtreiz wirkt also nur kurz auf die Herztätigkeit ein. Nach einer zunächst eintretenden Verlangsamung tritt nach 2—6 Minuten der normale Herzschlag wieder ein.

4. Wirkung dauernder Beschattung.

Hierbei wurden die Tiere in der Dunkelkammer bei 50 Kerzen gehalten, der Herzschlag nach Adaptation bei gleichem Licht gezählt, sodann

das Licht ausgeschaltet, sofort bei rotem Licht untersucht und weiter nach je 2 Minuten.

1. Normal:	123 (hell adaptiert)	2. Normal:	123
Dunkel:	132 sofort gezählt	Dunkel:	135 sofort gezählt
	128 nach 2 Minuten		137 nach 2 Minuten
	129 „ 2 „		129 „ 2 „
	124 „ 2 „		127 „ 2 „
			123 „ 2 „
3. Normal:	126	4. Normal:	127
Dunkel:	135 sofort gezählt	Dunkel:	137 sofort gezählt
	132 nach 2 Minuten		131 nach 2 Minuten
	135 „ 2 „		127 „ 2 „
	128 „ 2 „		127 „ 2 „
	124 „ 2 „		125 „ 2 „

Bei dauernder Beschattung tritt also nach 4—8 Minuten die normale Herztätigkeit wieder ein.

5. Wirkung eines kurzen Lichtreizes.

Es werden dunkeladaptierte Tiere benutzt, auf die in der Dunkelkammer ein bestimmter Lichtreiz 5—10 Sekunden ausgeübt wird.

1. Dunkel:	136	2. Dunkel:	128
5 Sek. bel.:	128 sofort gezählt	5 Sek. bel.:	121 sofort gezählt
	134 nach 2 Minuten		126 nach 2 Minuten
	135 „ 2 „		128 „ 2 „
	136 „ 2 „		129 „ 2 „
3. Dunkel:	136	4. Dunkel:	128
10 Sek. bel.:	128 sofort gezählt	5 Sek. bel.:	115 sofort gezählt
	135 nach 2 Minuten		125 nach 2 Minuten
	137 „ 2 „		129 „ 2 „
	135 „ 2 „		127 „ 2 „

Die Wirkung eines kurzen Lichtreizes ist nach 2—6 Minuten ausgeglichen.

6. Wirkung eines kurzen Dunkelreizes.

Bei sonst gleicher Anordnung werden helladaptierte Tiere auf die Wirkung eines kurzen Dunkelreizes untersucht.

1. Hell:	117	2. Hell:	119
5 Sek. du:	130 sofort gezählt	5 Sek. du:	128 sofort gezählt
	121 nach 2 Minuten		124 nach 2 Minuten
	121 „ 2 „		123 „ 2 „
	115 „ 2 „		120 „ 2 „
			121 „ 2 „
3. Hell:	117	4. Hell:	121
5 Sek. du:	125 sofort gezählt	10 Sek. du:	130 sofort gezählt
	115 nach 2 Minuten		126 nach 2 Minuten
	118 „ 2 „		120 „ 2 „

Wie bei dem kurzen Lichtreiz stellt sich auch bei einem kurzen Dunkelreiz nach 2—6 Minuten die alte Schlagfrequenz wieder ein, die Wirkung ist nach 2—6 Minuten abgeklungen.

Aus diesen Beobachtungen ersehen wir, *daß die Wirkung des zu einer Beeinflussung des Herzschlages führenden Lichtreizes verhältnismäßig rasch abklingt,* ähnlich wie übrigens nach zahlreichen, bekannt gewordenen Untersuchungen bei phototaktischer Reizung, und, wie die im folgenden mitzuteilenden Versuche zeigen, *nicht oder doch nicht allein durch die Augen ausgelöst wird.* Für die Sehtüchtigkeit der Augen gilt natürlich dieses rasche Abklingen nicht; denn sie erhalten bei geeigneter Beleuchtung dennoch ihre Erregbarkeit.

III. Untersuchungen an augenlosen Daphnien.

Bei meinen Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf Daphnien, besonders auf die Herztätigkeit derselben, tauchte die Frage auf, ob überhaupt und in welcher Weise augenlose Tiere, d. h. Individuen, welchen durch operativen Eingriff die spezifischen Lichtsinnesorgane entfernt sind, auf Lichteinflüsse reagieren. Aus den verschiedensten Tiergruppen liegen zahlreiche Untersuchungen vor, die an augenlosen Formen angestellt worden sind. So wies S. O. Mast (1921) an Hand zahlreicher Versuche die Lichtempfindlichkeit an Amöben und deren Reaktion auf Lichtreize nach. Nach J. V. Uexküll (1911) wird bei manchen Seeigeln (*Arbacia, Diadema*), die auf Lichtreiz reagieren, dieser Reiz durch die gesamte Haut des Körpers aufgenommen. Lokale Verdunkelung hat hier zur Folge, daß alle Stacheln der Umgebung sich gegen diese beschattete Stelle wenden, so daß dieser Schattenreflex sich unzweifelhaft als Verteidigungsreaktion erweist. Bei *Ciona intestinalis* erfolgte eine Zusammenziehung des ganzen Körpers, bei *Mya arenaria* eine gleiche Reaktion der Siphonen bei plötzlicher Zunahme der Lichtstärke. Lichtsinnesorgane sind bei beiden Versuchstieren nicht vorhanden. Eine Reizwirkung durch plötzliche Vergrößerung der Belichtung hat auch S. Hecht beobachtet. Nagel (1894—96) fand bei augenlosen Muscheln, *Helix pomatia* und *Amphioxus lanceolatus*, daß das Organ des Lichtsinnes die gesamte Haut des Körpers sei. Wwedensky (1879) beobachtete, daß blinde Frösche ihren Kopf stets nach der Lichtquelle richteten und nach P. Bert (1878) sammeln sich geblendete Frösche immer in einer helleren Zone eines Versuchskastens an. Ferner machte Graber (1883) die sehr interessante Beobachtung, daß Insekten, welche Augen besitzen, noch auf Licht reagieren, nachdem eine Funktion der Augen durch Überziehen einer schwarzen Wachskappe ausgeschaltet wurde. Regenwurm und Flußmuschel, denen ebenfalls Augen, d. h. besonders differenzierte Lichtsinnesorgane zu fehlen scheinen, reagieren deutlich auf Lichtzeize. Nach

Hesse (1914) besteht bei *Unio* jedoch die Möglichkeit, daß hier andere Sinnesorgane gereizt werden, die anelektiv neben anderen Reizungen auch dem Lichtreiz zugänglich sind. Beim Regenwurm sind besonders im Vorderende rezeptorische Zellen, die als Sehzellen gedeutet werden können, vorhanden. Steinach und Hertel (1904) fanden eine direkte Erregbarkeit der Chromatophoren durch Licht. Nach Hertel riefen bei *Loligo* ultraviolette Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge außerdem auch eine Ausbreitung der Erregung auf das ganze Tier und Fluchtbewegungen hervor. Steinach erhielt Fluchtbewegungen auch, wenn geblendete Tiere (*Eledone* und *Octopus*) dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Direkte Lichtreizbarkeit hat man für manche glatte Muskelfasern angenommen. So ziehen sich die Irismuskeln von Fischen, Fröschen und Salamandern auch dann noch bei Belichtung zusammen, wenn das herausgenommene Auge 14 Tage lang in einer feuchten Kammer aufbewahrt wurde, wenn also mit größter Wahrscheinlichkeit alle Nerven abgestorben sind; es muß also auf unmittelbarer Beeinflussung des Muskels durch das Licht beruhen. Augenlose Planarien sollen ebenfalls auf Lichtreiz reagieren. Desgleichen sind geblendete Tritonen und Küchenschaben gegen Helligkeitsdifferenzen empfindlich. Weinbergschnecken, denen die Augen weggenommen sind, ziehen sich bei Beschattung zusammen. Auch bei letzterer Tatsache vermutet Hesse, daß hier vielleicht anelektive Sinnesorgane bei der Rezeption von Lichtreizen im Spiel seien. Über das Verhalten augenloser Daphnien liegen nur vereinzelte Angaben vor, auf die weiter unten näher eingegangen werden soll.

Bei den folgenden Untersuchungen wurde in der Weise verfahren, daß eine Reihe Daphnien der operativen Zerstörung der Augen unterzogen und dann unter optimalen Bedingungen einzeln gehalten und beobachtet wurde. Hatten die Tiere sich von dem operativen Eingriff völlig erholt, was spätestens nach der zweiten Häutung der Fall war, so wurden die unten beschriebenen Versuche mit ihnen angestellt.

Da die wegen ihrer Größe vielleicht noch geeignetere *D. magna* mir nicht zur Verfügung stand, wurden zwei *Pulex*-Rassen benutzt und zwar eine größere Form aus einem Tümpel bei Mondorf a. d. Sieg mit kleinerem Nebenauge und höherem Helm (siehe Abb. 9) und eine etwas kleinere Art aus dem Bonner botanischen Garten mit größerem Nebenauge und flacherem Helm (siehe Abb. 10). Den ersten 98 Tieren wurde zunächst nur das Hauptauge, 30 Tieren nur das Nebenauge und 85 Tieren beide Augen wegoperiert. Als besonders widerstandsfähig erwiesen sich *Ephippial*-Weibchen der kleineren Art aus dem Botanischen Garten, die oft auch die Entfernung beider Augen zugleich überlebten. Vor dem operativen Eingriff waren die Tiere unter den besten Existenzbedingungen einige Tage im Zuchtglas gehalten worden, und zwar wurden besonders große, kräftige Exemplare mit möglichst freistehendem Nebenauge aus-

gewählt. Diese Nebenaugen sitzen nämlich bald dem Gehirn dicht auf, bald sind sie mehr oder weniger lang „gestielt".

Die Operation: Am 10. VIII. 1926 wurden die ersten 12 Tiere der Operation unterzogen, und zwar wurde bei den zuerst angestellten Untersuchungen das Hauptauge allein weggenommen. Mit einer Pipette, die eine reichlich große Öffnung besaß, so daß die Tiere ohne die geringste Beschädigung aus dem Zuchtglas genommen werden konnten, wurden die auserlesenen Exemplare in ein Uhrglasschälchen gebracht, in das mit einem Glaserdiamanten eine Rinne in die Mitte der konkaven Seite eingeritzt war. In diese Rinne wurde das Tier mit dem Rükken nach unten durch völliges Absaugen des Wassers in der Weise festgelegt, daß das Auge auf eine obere Kante der Rinne zu liegen kam. Zur Entfernung des Auges wurde die feinste im Handel befindliche Sticknadel (Nr. 14) benutzt, die auf einem Sandschleifstein vorgeschliffen und auf dem Ölstein rund nachgeschliffen worden war. Zum Festhalten der Nadel wurde ein Nadelhalter benutzt. Die Operation nahm ich unter dem Binokular so vor, daß der Unterarm in Höhe des Objekttisches völlig ruhig gelegt und dann mit der senkrecht gestellten Nadel

Abb. 9. *D. pulex*. Größere Rasse mit kleinem freistehenden Nebenauge. Aufnahme nach lebendem Präparat.

Abb. 10. *D. pulex*. Kleinere Rasse mit größerem Nebenauge. Aufnahme nach lebendem Präparat.

ein Einstich in die dem Helmrand zunächst liegende Partie des Auges gemacht wurde. Die so im Helmrand und Auge steckende Nadel führte ich, mit der Spitze derselben über das Glas kratzend, auf dem kürzesten Wege nach außen. War der Einstich gut geführt, so quoll in den meisten Fällen — später nach einiger Übung und bei der größeren Mondorfer Art fast stets — das Auge aus dem entstehenden Riß heraus und konnte leicht von den noch festsitzenden Muskeln abgetrennt werden. Ging die Operation nicht so glatt vonstatten, waren entweder mehrere Einstiche nötig, bis das Auge in seiner Gesamtheit herausquoll, oder, hatten Pigment und Linsen durch den leichten Druck sich zu formloser Masse im Helm verteilt, so mußten die Teile einzeln herausgekratzt werden. Waren eine oder mehrere Linsen zu tief in den Kopf eingedrungen, so wurde von einer Entfernung derselben abgesehen. Diese Tiere wurden nicht zu den Untersuchungen benutzt, sondern nur solche, bei denen jede Spur von Pigment und Linsen entfernt war. Wie unsicher anfangs die Operationen verliefen, geht schon daraus hervor, daß von 18 behandelten Tieren einmal 2, das andere Mal nur 1 Tier sich erholte. Am 18. VIII. 1926 überlebten den Eingriff von 25 Tieren nur 2. Nach einiger Übung jedoch ergab sich z. B. nach einer Operation am 24. IX., daß von 50 Exemplaren 21 weiter lebten. Nach der Entfernung des Auges wurden die Tiere sofort

wieder einzeln in den Zuchtgläsern unter den besten Bedingungen gehalten, und, nachdem sie sich genügend erholt hatten, die Untersuchungen begonnen.

Das Verhalten der Tiere sofort nach der Operation war außerordentlich verschieden, je nach dem Ausfall des Eingriffs. Während ein Teil krampfhaft die Antennen anzog und auf den Boden des Gefäßes sank, zum Teil auch mit krampfig gekrümmtem Enddarm, begannen andere sofort mit lebhaften Bewegungen. Erstere hatten meist eine Verletzung der Leberhörnchen davongetragen und gingen ein, während einige von den zu Boden gesunkenen sich langsam nach $^1/_2$—1 Stunde erholten und zunächst mit kreisenden Bewegungen auf dem Boden des Glases zu schwimmen begannen. Bei einer Verletzung der Leberhörnchen hört die Bewegung der Ruderantennen sofort auf, die Tiere werden farblos und bald steht auch das Herz still. Wird der Gehirnteil, auf dem das Nebenauge sitzt, angestochen, ist eine geordnete Bewegung symmetrisch zur Schwerkraft nicht mehr möglich. Die Tiere schwimmen bald seitlich, bald in normaler Haltung, besonders aber am Boden des Gefäßes mit dem Rükken nach unten. Die Antennen werden nicht über die wagerechte Haltung hinaus gebracht. Obwohl auch hier der Herzschlag nicht direkt beeinflußt wird, gehen die Tiere nach einigen Stunden ein. Bei allen Tieren setzten sich in der Wunde zunächst Algen und Bakterien fest, desgleichen an den Antennen, so daß die Tiere durch den größeren Ballast beschwert zu Boden sanken, um dort zugrunde zu gehen. Deshalb wurden sie von Zeit zu Zeit ins Uhrschälchen gebracht und mit der Nadel vorsichtig gereinigt. Nach der ersten oder zweiten Häutung sind alle Spuren der Operation verwischt und im äußeren Verhalten (Bewegungsweise und Tempo) ist ein Unterschied beim Vergleich mit den unter denselben Bedingungen eingesetzten Kontrolltieren zunächst nicht festzustellen.

Wirkung der Operation auf die Herztätigkeit.

Um die direkte Wirkung der Augenentfernung auf das Verhalten der Tiere zu untersuchen, wurde zunächst die Herztätigkeit vor und direkt nach der Operation beobachtet und an Hand der Stoppuhr die Herzschläge nach der Punktiermethode gezählt. Es ergaben sich folgende Zahlen bei den ersten zwölf Tieren:

Zahl der Herzschläge in 30 Sekunden:

vor u.	nach d. Operation	Unterschied	vor u.	nach d. Operation	Unterschied
121	116	— 5	137	137	0
144	138	— 6	141	135	—6
122	120	— 2	130	122	—8
125	139	+14	139	141	+2
142	141	— 1	144	137	—7
134	131	— 3	112	120	+8

Bei acht, d. h. zwei Drittel aller Tiere ist eine Verlangsamung des Herzschlages nach der Operation eingetreten, bei einem Tier ist der Unterschied gleich Null, während bei drei Tieren eine Beschleunigung

eingetreten ist, bei einem sogar um 14 Schläge, was jedoch nach den späteren Beobachtungen als Ausnahme angesehen werden kann.

Weitere Untersuchungen an sechs operierten Tieren führten zu folgenden Ergebnissen:

vor und nach der Operation		Unterschied	Verlauf der Operation
134	129	—5	ziemlich gut
122	116	—6	„ „
154	145	—9	schlecht
165	159	—6	ziemlich gut
168	165	—3	gut
168	167	—1	sehr gut

Hier ist bei allen Tieren eine Verlangsamung des Herzschlages eingetreten und zwar darf, wie auch weitere Untersuchungen ergeben haben, angenommen werden, daß, je besser die Operation gelungen ist, desto normaler die Herztätigkeit nachher ist. Ein Tier nach einer sehr schlecht verlaufenen Operation zeigt folgendes Bild:

vor und nach der Operation		Unterschied
169	142	—27

Die Antennen sind krampfhaft angezogen, desgleichen der Enddarm, der „schmerzhafte" Zuckungen ausführt. Nach etwa 1 Stunde ist ein solches Tier tot. Ist der operative Eingriff jedoch sehr gut gelungen, so ist eine Wirkung desselben auf die Herztätigkeit kaum festzustellen. Im allgemeinen tritt also nach der Operation eine kurze Verlangsamung der Herztätigkeit ein. Welchen Einfluß dabei die Fest- bzw. Trockenlegung der Tiere ausübt, wurde oben schon (S. 519 ff.) erwähnt. Wie aus jenen Versuchen ersichtlich, übt das Absaugen des Wassers zunächst einen schwachen, verlangsamenden Einfluß auf die Herztätigkeit aus. Beim ersten Tier ist eine Verlangsamung von 4, beim zweiten eine solche von 2 Schlägen zu verzeichnen, während nach etwa 15 Minuten eine Beschleunigung der Herztätigkeit einsetzt, die bis zum Stillstand fortdauert. Da es sich bei der Operation nur um 1—$1\,^1/_2$ Minute handelt, die die Tiere im Uhrglas ohne genügend Wasser gehalten werden, kann diese spätere Reaktion für meine Untersuchungen außer acht gelassen werden. Bei der oben gestellten Frage nach der Wirkung der Operation auf die Herztätigkeit ist also überall da, wo eine stärkere Verlangsamung eingetreten ist, ein Teil derselben auf Kosten der Festlegung zu schreiben, so daß die direkte Wirkung der Augenentfernung auf die Herztätigkeit und wohl auch auf den ganzen übrigen Organismus sehr gering ist.

Zur Klärung der Frage ob der immerhin bestehende geringe Einfluß auf das Herz sich ganz allgemein bei operativen Eingriffen bemerkbar macht, sollte festgestellt werden, in welcher Weise etwa die Wegnahme der Antennen auf den Herzschlag einwirke. Die Tiere wurden in der oben beschriebenen Weise vor und sofort nach der Operation untersucht.

Irgendeine Verkrampfung wurde nicht festgestellt. Die Herzschlagzählungen ergaben folgendes Bild:

vor und nach der Operation		Unterschied
144	143	−1
135	137	+2
136	133	−3
124	127	+3

Es kann also auch bei diesem operativen Eingriff nur von einer leichten regellosen Beeinflussung der Herztätigkeit gesprochen werden, die derjenigen bei der Augenoperation entspricht.

Während eine anfängliche Verlangsamung der Herztätigkeit bei den im August operierten Tieren bald der normalen Arbeit wich, blieb die Verlangsamung bei einigen im September operierten Tieren auch dann noch bestehen, als die äußeren Spuren des Eingriffs verwischt waren und eine normale Häutung und Vermehrung eingesetzt hatte. Es schienen dafür die Systolen und Diastolen besonders ausgiebig zu sein. Eine Temperaturwirkung kommt nicht in Frage, da die Untersuchungen bei gleicher Temperatur vorgenommen wurden.

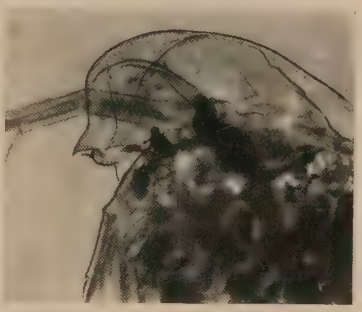

Abb. 11. *D. pulex*. Erstes, auf das Hauptauge operiertes Tier, welches 13 Tage nach der Operation gefärbt und fixiert wurde, nachdem es sich 7 mal gehäutet und 165 lebende Junge in 6 Würfen zur Welt gebracht hatte. Aufnahme nach gefärbtem Präparat.

Daß die Operation eine dauernde schädigende Wirkung auf keinen Fall ausübt, zeigte mir die genaue Beobachtung einer Serie. Darm und Leberhörnchen aller Tiere waren prall gefüllt, die Vermehrung war außergewöhnlich stark, die Häutung regelmäßig und der Fettkörper gut ausgebildet. Während aus der Laboratoriumszucht zu dieser Zeit schwer ein Wurf mit über zehn Jungen zu bekommen war, ergab z. B. eins der operierten Tiere folgende Würfe (siehe Abb. 11):

Am 16. VIII.	7 Junge	Am 24. VIII.	32 Junge
19. VIII.	25 „	27. VIII.	38 „
21. VIII	30 „	29. VIII.	33 „

In 13 Tagen hatte also dieses hauptaugenlose Tier 165 lebende Junge geboren. Eier oder Embryonen wurden niemals mit der Haut abgeworfen, d. h. es trat kein Abortus auf, wie es bei einsetzenden Depressionen häufig der Fall ist. Ein anderes Tier verhielt sich in Vermehrung und Häutung ganz ähnlich. Nachdem ein Ephippium abgeworfen war, begann nach 3 Tagen die Vermehrung.

Am 27. VIII.	21 Junge	Am 2. IX.	31 Junge
30. VIII.	18 „	4. IX.	23 „
		7. IX.	10 „

In 11 Tagen waren hier 103 Junge zur Welt gebracht. Eine Schädigung durch die Operation ist also im allgemeinen nicht eingetreten, vielmehr sind gelegentlich sogar größere Würfe festgestellt, die der Vermutung Raum geben, es möchte ein regerer Stoffwechsel bei den augenlosen Tieren eingesetzt haben.

Nach diesen und einer Reihe Feststellungen an anderen Tieren konnte ich es wagen, auch mit den operierten Daphnien zu experimentieren, ohne einem etwaigen Vorwurfe begegnen zu müssen, mit beschädigten Tieren gearbeitet zu haben (siehe Abb. 12).

Abb. 12. *D. pulex*, auf das Hauptauge operiertes Tier. (Nach lebendem Präparat.)

Da ich bei Normaltieren die Einwirkung eines Licht- und Dunkelreizes auf die Herztätigkeit auch bei Vermeidung der Augenreizung festgestellt hatte, so nahm ich nunmehr die gleichen Untersuchungen mit den augenlosen Tieren vor und es ergaben sich sehr interessante Resultate. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den Normaltieren (siehe S. 518). Teils wurde in der Dunkelkammer, meist jedoch durch Abblenden und Belichtung mit dem Spiegel des Binokulars gearbeitet, weil sich letztere Anordnung als sehr vorteilhaft erwiesen hatte. Aus dem reichen Untersuchungsmaterial seien nur einige Beispiele angeführt (N = normale Zimmerbeleuchtung, H = Hell, D = Dunkel):

1. N: 153	−19	2. N: 165	−22	3. N: 144	−31
H: 134		H: 143		H: 123	
D: 155	+21	D: 164	+21	D: 142	+19
H: 137	−18	H: 138	−26	H: 131	−11
4. N: 169	−17	5. N: 177	−33	6. N: 162	−17
H: 152		H: 144		H: 145	
D: 185	+33	D: 177	+33	D: 170	+25
H: 164	−21	H: 141	−36	H: 143	−33

Normales Vergleichstier:

N: 173	−26
H: 147	
D: 165	+18
H: 142	−23

Ein von den Normaltieren abweichendes Ergebnis hat sich bei allen angestellten Versuchen an den augenlosen Tieren nie ergeben. Aus den angeführten Zahlen ergibt sich vielmehr, daß der Licht- und Dunkelreiz die Herztätigkeit auch der operierten Tiere außerordentlich stark beeinflußt. Besonders deutlich tritt dies bei dem fünften Tier, einem *Ephipial*-Weibchen, hervor, wo man die Einwirkungen der Reize auch ohne

Zählung und Stoppuhr klar erkennen konnte. Die unter genau den gleichen Bedingungen gehaltenen und beobachteten Vergleichstiere zeigten keine deutlichere Reaktion auf die Reize, wie die augenlosen Individuen.

Auch bei den im September operierten Tieren wird trotz des zum Teil, wie erwähnt, dauernd etwas verlangsamten Herzschlages dasselbe Ergebnis festgestellt:

N: 102	−5	N: 131	−9	N: 113	−26
H: 97	+10	H: 122	+6	H: 87	+21
D: 107	−4	D: 128	−6	D: 108	−9
H: 111		H: 122		H: 99	
N: 123	−11	N: 93	−12	N: 141	−13
H: 112	+11	H: 81	+10	H: 128	+14
D: 123	−8	D: 91	−8	D: 142	−12
H: 115		H: 83		H: 130	

Normales Vergleichstier:

N: 140	−16
H: 124	−18
D: 142	−18
H: 124	

Belichtung ergibt also auch bei hauptaugenlosen Tieren stets eine Verlangsamung, Verdunkelung immer eine Beschleunigung der Herztätigkeit. Die Einflüsse des Lichtwechsels sind auch hier nur vorübergehend, wie sich auch bei normalen Tieren erwiesen hatte. Es handelt sich also nicht um eine dauernde Abhängigkeit des Herzrhythmus von der jeweiligen Lichtintensität, sondern um eine bald abklingende Reizerscheinung. Es muß dahingestellt bleiben, ob auf humoralem oder auf dem Wege über Nervenbahnen das Herz beeinflußt wird, da über das Vorkommen von Herznerven und ihren Zentren noch nichts bekannt ist, was natürlich keineswegs — wie schon bemerkt wurde — ein Vorhandensein ausschließt. So hat Bandler (1894) und auch Pickering bei der Anwendung von Nikotin eine Verlangsamung und Stillstand desHerzschlages festgestellt, welche Erscheinung sonst auf die Wirkung des Nikotins auf die Herznerven bezogen wird.

Die große Übereinstimmung im Verhalten der normalen und der der Hauptaugen beraubten Tiere bezüglich der Herzbeeinflussung regte mich dazu an, auch andere Lichteinwirkungen an operierten Tieren zu prüfen. So wurden im folgenden *Versuche über Phototaxis und Rückenreflex* angeschlossen. Trotz bester Ernährungs- und Lichtbedingungen werden die hauptaugenlosen Tiere nach einigen Tagen hyalin und farblos, doch zeigen sie keinerlei Schädigung. Wenn Ewald (1910) auf Grund seiner anscheinend wenig exakt ausgeführten Augenzerstörung, die er teils durch Quetschen bei *Daphnia* vornahm, keinerlei normale Reaktion erhielt — die Tiere konnten auch „die Normallage nicht mehr einnehmen" — so ist das kaum verwunderlich, nur hätte er aus diesem Ver-

halten der geschädigten Tiere nicht den Schluß ziehen sollen, daß alle die beobachteten Ausfallserscheinungen allein auf Rechnung der Augenexstirpation zu setzen sind.

Versuchsanordnung: Die benutzte Wanne (40 cm lang, 5 cm breit, 7 cm hoch) war innen, mit Ausnahme einer Schmalseite, mit mattschwarzem Hirschtalg bestrichen. In die freie Schmalseite fiel das Licht von vorne ein. Oben war die Wanne mit einer schwarzen Glasplatte bedeckt. Gefüllt war der Trog mit Nahrungswasser von 18° C. Die zu untersuchenden Tiere wurden am Dunkelende von oben mit der großen Pipette vorsichtig eingesetzt und beobachtet. Auch hier wurden zur Kontrolle mit normalen Vergleichstieren dieselben Versuche angestellt.

Es sollte zunächst festgestellt werden, ob die Tiere ohne Hauptauge sich ebenso verhalten wie die Vergleichstiere, d. h. sich im Zustande der Helladaptation an der Lichtseite, in dem der Dunkeladaptation an der Dunkelseite der Phototaxiswanne ansammeln. Wurde eine Anzahl helladaptierter *Normaltiere* am Dunkelende eingesetzt, so waren sie in 2 bis 3 Minuten an der Lichtseite angelangt, um hier, ausnahmslos mit dem Rücken gegen das Licht gewendet, ihre Hüpfbewegungen aufzunehmen. Wurde die schwarze Deckplatte abgehoben, so konnte man gut beobachten, wie die Tiere sofort nach dem Einsetzen Front zum Licht machten und meist auf dem kürzesten Wege in direkt gerichteter Bewegung der Lichtseite zuschwammen. Die Beleuchtung von oben her war bei der Beobachtung gegenüber dem von vorne auffallenden orientierenden Licht so gering, daß sie bei diesen Untersuchungen außer acht gelassen werden konnte.

Wurden dunkeladaptierte Tiere an der Lichtseite eingesetzt, flohen sie an das Dunkelende der Wanne. Brachte ich je eine bestimmte Anzahl hell- und dunkeladaptierter Tiere an die Dunkelseite der Phototaxiswanne, eilten erstere zum Licht, während die dunkeladaptierten an dem Dunkelende blieben.

Am 21., 22. und 23. II. 1927 wurde zur Wiederholung der bisher angestellten Versuche weiteren 85 Tieren das Hauptauge weggenommen, von denen 15 als völlig normal benutzt werden konnten. Auch diese *hauptaugenlosen Tiere* sammelten sich jedesmal in ihrem jeweiligen Lichtoptimum, doch nicht in direkt gerichteter Bewegung — einer solchen sind sie durch das Fehlen einer feinen Korrektur nicht mehr fähig — vielmehr tasteten sie sich meist in einer aus horizontalen Kreisen und gerichteten Bewegungen kombinierten Kurve auf das Licht zu, wo auch sie dann ihre Hüpfbewegungen aufnahmen, ohne jedoch den Rücken der Lichtquelle zuzuwenden. Jennings (1904) zeigte an *Stentor* und *Euglena*, daß das Licht eine richtende Wirkung besitzen kann, ohne daß eine Orientierung des Körpers stattzufinden braucht. Jede zufällige Abweichung aus der Richtung des Lichtstrahles wird als Reiz empfunden. Sobald

Euglena eine Verminderung der Lichtintensität verspürt, was eintritt, wenn eine vom Licht abgewendete Lage des lichtempfindlichen vorderen Körperpoles eingenommen wird, hält die Vorwärtsbewegung an, und es treten Kreiselbewegungen um den hinteren Körperpol ein. Sobald der vordere Körperpol wieder voller vom Licht getroffen wird, schwimmt das Tier von neuem vorwärts. Auch die Larven der Ascidien, die gleichfalls ein unpaares Auge besitzen und während des Vorwärtsschwimmens sich um ihre Längsachse drehen, verhalten sich dem Licht gegenüber ebenso wie *Euglena* (S. O. Mast 1921), desgleichen die augenlose Zecke *Argus persicus*. Es kommt also hier eine gerichtete Bewegung auf eine ganz andere Weise als bei den bilateral-symmetrischen Tieren zustande. Bei den geblendeten Daphnien scheint es ähnlich zu sein: Jedes Mal wenn die Ventralseite der Tiere bei ihren Kreisbewegungen zufällig der Lichtquelle zugewendet wird, erhält der Schlag der Ruderantennen eine Verstärkung und es kommt zu einer vorübergehenden Bewegung auf das Licht zu. Die Beziehungen dieser anormalen gestörten Bewegungen zu den phototaktischen Reaktionen der Normaltiere, auf die hier als vom Hauptthema zu sehr abweichend nicht näher eingegangen werden kann, bedürfen wohl noch näherer Analyse.

Eine zum Licht gerichtete Bewegung ist also auch unabhängig von dem Augenantennenapparat möglich, der ja doch durch die Operation vollkommen gestört worden ist.

Hinsichtlich der *Zeit*, in der unter den veränderten Bedingungen die 40 cm lange Strecke durchschwommen wurde, um zur Lichtseite zu gelangen, konnten an Hand der Stoppuhr interessante Beobachtungen gemacht werden. Alle Tiere, normale wie operierte, wurden unter genau den gleichen Bedingungen untersucht. Sofort nach dem Einsetzen der Daphnien am Dunkelende wurde Zeit genommen und beim Ankommen an der Lichtseite abgestoppt.

1. Normaltiere:	2. Normaltiere:
1. 2 Minuten 30 Sekunden	1. 2 Minuten 10 Sekunden
2. 2 „ 45 „	2. 1 Minute 45 „
3. 2 „ 30 „	3. 1 „ 5 „
4. 1 Minute 30 „	4. 1 „ 15 „
5. 2 Minuten 30 „	5. 1 „ 20 „
6. 1 Minute 30 „	6 1 „ 30 „
7. 1 „ 30 „	7. 1 „ 10 „
8. 1 „ 45 „	8. 1 „ 25 „

1. Augenlose Tiere:

1. 3 Minuten — Sekunden	5. 6 Minuten 25 Sekunden
2. 3 „ 10 „	6. 4 „ 30 „
3. 4 „ 1 Sekunde	7. 3 „ 15 „
4. 6 „ 0 Sekunden	8. 2 „ 0 „

Normaltier: 2 Minuten 10 Sekunden.

2. Augenlose Tiere:				3. Augenlose Tiere:			
1.	1 Minute	5	Sekunden	1.	1 Minute	30	Sekunden
2.	1 „	30	„	2.	3 Minuten	10	„
3.	1 „	5	„	3.	8 „	0	„
4.	3 Minuten	0	„	4.	8 „	10	„
5.	5 „	0	„	5.	8 „	30	„
6.	6 „	30	„	6.	8 „	45	„
7.	7 „	0	„	7.	9 „	0	„
8.	— „	—	„	8.	9 „	15	„
Normaltier:	5 „	0	„	Normaltier:	2 „	45	„

Während, wie aus diesen Versuchen ersichtlich, die Normaltiere im allgemeinen die helle Seite in der kürzesten Zeit erreichten, verhielten sich die augenlosen Tiere sehr verschieden. Bei den Normaltieren ist als kürzeste Zeit 1 Minute 5 Sekunden, als längste Zeit 5 Minuten verzeichnet. Die Versuche mit den operierten Tieren zeigen als bestes Ergebnis gleichfalls 1 Minute 5 Sekunden, als längste Zeit aber 9 Minuten 15 Sekunden. Bemerkenswert ist, daß die gleichen Tiere, um die es sich bei Versuch 1 und 2 handelt, vielleicht je nach Stimmung bei sonst gleichen Bedingungen sich anders verhalten. Im Versuch 2 benötigen nur drei augenlose Tiere mehr Zeit als das Vergleichstier, zwei Tiere erreichen sogar die beste Zeit von 1 Minute 5 Sekunden. Ein Tier hat sich in 1 Minute 30 Sekunden am Licht eingefunden.

Die hauptaugenlosen Tiere sind also unter Umständen zu einer verhältnismäßig raschen Richtungsbewegung fähig. In anderen Fällen ist die Zeit, in der die Lichtquelle aufgesucht wird, durch das fehlende Richtungssehen, bzw. durch die Zerstörung des Augenantennenapparates verlängert, was damit zusammenhängen kann, daß infolge der außerordentlichen Erregkarbeit der operierten Tiere, von der weiter unten noch die Rede sein soll, eine gewisse Zeit vergeht bis sie zur Ruhe gekommen sind. Wenn auch die Bewegungsweise der hauptaugenlosen Tiere eine ganz andere ist, so ist doch der Effekt derselbe, *die Tiere kommen zum Licht.*

Um die Empfindlichkeit besonders für plötzliche Belichtung und Beschattung zu prüfen, stellte ich eine Reihe einfacher Versuche an und zwar erst mit Normaltieren, sodann mit den augenlosen.

15 Normaltiere wurden in ein rundes Glasgefäß von 15 cm Durchmesser gebracht, das 4 cm hoch mit Nahrungswasser gefüllt war, bei einer Temperatur von 18° C. Nach dem Einsetzen nahmen alle Tiere sofort Richtung auf die Lichtseite ein, um, dort angekommen, streng mit dem Rücken gegen das Licht gewendet, ein jedes an seiner Stelle die Hüpfbewegungen auszuführen, eine Beobachtung, die Radl (1901) dahin zusammenfaßt: „Der frei bewegliche Körper der Cladoceren orientiert sich ganz bestimmt in einem seitlich belichteten Felde (in einem Lichtfelde, das Unterschiede der Lichtintensität erkennen läßt).“ Eine Drehung um die senkrechte Achse wie bei den operierten Tieren war nie zu

beobachten. Auch eine gelegentliche Progressivbewegung rechtwinklig oder in anderem Winkel zum Lichtstrahl wurde nicht plötzlich, sondern in einer Bogenbewegung unternommen. Bei derartigen spontanen, von der Hauptrichtung abweichenden Progressivbewegungen oder bei Fluchtbewegungen auf bestimmte Reize hin, bleibt die Abhängigkeit vom Licht immer ersichtlich. Plötzliche Belichtung erzeugt zum Teil lebhafte Kreiselbewegungen, zum Teil eine Bewegungshemmung, wenn dadurch eine Entfernung von der Lichtquelle erreicht wird, oder ein aktives Fortschwimmen vom Lichte.

Bei *Beschattung* von der Lichtseite her schwammen alle Daphnien gradlinig von diesem Reiz weg. Fluchtbewegungen traten z. B. ein bei Annäherung eines großen Gegenstandes, besonders wenn dieser sich zwischen Lichtquelle und Tier befand. Bringt man in die Bahn eines sich gradlinig, etwa auf das Licht zu bewegenden Individuums, z. B. einen Bleistift, so biegt die Daphnie diesem Gegenstand aus. Daß dabei rein optische Reize maßgebend sind, geht daraus hervor, daß die Tiere gegen ein ihnen entgegengehaltenes Deckgläschen regelmäßig anrennen. Daß Daphnien Gegenstände sehen, wies Fr. Alverdes (1923) nach. Desgleichen scheint eine Beobachtung Kammerers (1926) dafür zu sprechen, daß diese Tiere, die sich in spiralförmigen Schraubenbewegungen schwärmend zusammenrotten, sich gegenseitig sehen.

Wesentlich anders verhielten sich, wie schon kurz erwähnt, *die augenlosen Tiere*. In das Versuchsgläschen eingesetzt, begannen sie zunächst eigentümliche, meist in der horizontalen Ebene liegende Kreiselbewegungen oder Spiralen zu beschreiben oder auch zuweilen schnelle, gradlinige, horizontale Bewegungen, ähnlich den Fluchtbewegungen der normalen Tiere auszuführen, besonders dann, wenn sie den Boden oder die Wasseroberfläche berührt hatten. Diese „Zirkusbewegungen" sind übrigens keine Eigentümlichkeit der operierten Tiere, sondern sie treten unter Umständen auch bei normalen auf, nämlich bei Übertragung mit der Pipette von einem Gefäß ins andere und bei plötzlicher Belichtung, nur sind sie bei normalen Daphnien nie so stark und so nachhaltig wie bei operierten. Wurde bei den hauptaugenlosen Tieren die Lichtstärke plötzlich vergrößert, so traten die Zirkusbewegungen sehr nachhaltig ein, desgleichen bei plötzlicher Belichtung mit der Bogenlampe. Im oberen Teil des Standgefäßes schwimmende Individuen lassen sich sinken und führen am Boden des Zylinders erregte Bewegungen aus. Werden dunkeladaptierte Daphnien in der Wanne von vorn (seitlich) mit der Bogenlampe belichtet, so schwimmen sie in gerichteter Bewegung vom Lichte fort. *Auch eine plötzliche Verdunkelung* läßt sie kurz zusammenschrecken, worauf die charakteristischen Kreiselbewegungen einsetzen, die jedoch, sobald normale Belichtung eingetreten ist, aufhören. Im Standzylinder bewegen sie sich nach oben bei Belichtung von oben, um bei plötzlicher

Beschattung die Bewegung einzustellen und abzusinken oder Schreckbewegungen auszuführen und Kopf über nach unten zu schwimmen. Gewöhnlich führen sie bei plötzlicher Beschattung zuerst einen Purzelbaum in vertikaler Richtung aus, um sich dann sinken zu lassen. Diese Kreiselbewegungen der operierten Tiere wurden überhaupt jedesmal gemacht, wenn sie heftig erregt wurden, so durch einen Wasserstrom oder dadurch, daß sie gegen die Gefäßwand stießen. Nachdem sie sich nach einiger Zeit beruhigt hatten, *sammelten sie sich allmählich an der Lichtseite an*, um hier ihre Hüpfbewegungen zu beginnen, *beliebig sich drehend mit senkrechter Achse doch nie streng mit dem Rücken gegen das Licht gewandt*, eine Bestätigung der Annahme von C. Hess (Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 4), daß die Augen bei *Daphnia* die Stellung bestimmen, die der ganze Körper zum Licht einnimmt.

Eine vorgehaltene Bleistiftspitze wurde von den operierten Tieren nicht eher wahrgenommen, als bis sie mit den Ruderantennen berührt wurde, worauf allerdings eine sehr schnelle Fluchtbewegung, meist durch Untertauchen folgte. Bereitet es im allgemeinen keine große Schwierigkeit ein normales Tier mit der Pipette auch aus einem größeren Gefäß zu nehmen, so wissen sich die augenlosen Daphnien durch äußerst schnelle Flucht meist lange dem Gefangenwerden zu entziehen. Wurde das Gefäß leicht erschüttert, so ließ sich bei den normalen Tieren irgendeine Reaktion nicht erkennen, während bei den augenlosen Individuen sofort bei den einen Kreiselbewegungen einsetzten, andere sich durch horizontale Flucht oder durch Untertauchen zu retten suchten. Gerade diese letzten Beobachtungen sprechen für die *hohe Erregbarkeit der augenlosen Tiere.*

Um die Einstellung der Körperachse zur Lichtquelle bei den hauptaugenlosen Tieren genauer zu untersuchen, welche bei seitlicher Beleuchtung schon infolge der Kreiselbewegungen nicht hervortreten kann, wurden die Tiere bei Belichtung von unten her in der Weise beobachtet, daß sie einzeln in ein Zuchtgläschen gebracht wurden, welches ich auf die Öffnung des Objekttisches des Binokulars stellte. An der Lichtseite wurde das Glas abgeblendet, so daß es nur von unten mit dem Spiegel belichtet werden konnte. So wurden ebenso viele normale wie augenlose Tiere untersucht mit folgendem Ergebnis: Bei allen Vergleichstieren trat, sobald das Licht nur von unten in das Gefäß fiel, prompt der Rückenreflex ein, d. h. während die Tiere bei seitlicher Belichtung ruhig in normaler Stellung ihre Hüpfbewegungen ausführten, stellten sie sich bei von unten einfallendem Licht sofort auf die neue Bestrahlungsquelle, mit dem Rücken nach unten gewendet, ein und bewegten sich nun in dieser Weise weiter. Wurde abgeblendet, so nahmen sie gleich wieder ihre alte Stellung ein. Ein Ausharren in der Rückenlage nach dem Abblenden des von unten einfallenden Lichtes wurde nicht beobachtet.

Die gleiche Versuchsanordnung nahm ich auch bei den hauptaugenlosen Tieren vor. Nachdem das jeweilige Versuchstier sich beruhigt hatte, wurde von unten belichtet. Eine kurze Erregung, die häufig in den charakteristischen Kreiselbewegungen ihren Ausdruck fand, trat ein, aber *die bestimmte Einstellung mit dem Rücken gegen das Licht, der Lichtrückenreflex, fehlte bei allen Tieren ohne Hauptauge.* (In Übereinstimmung mit den Versuchen bei horizontal einfallendem Licht, wo die Wendung des Rückens zum Licht, wie erwähnt, ausblieb.)

Aus diesen Versuchen kann folgendes zusammenfassend geschlossen werden: *Eine bestimmte Einstellung der Körperachse beruhigter Tiere zum Licht erfolgt bei hauptaugenlosen Daphnien weder bei Belichtung von unten (Lichtrückenreflex) noch bei seitlicher Beleuchtung.* Ebenso fallen alle Reaktionen, die auf das Sehen eines herannahenden Körpers bezogen werden können, fort. *Verdunkelungs- und Belichtungsreaktionen und gerichtete Bewegung in einem Lichtgefälle kommen, wenn auch in abnormer Weise auch den hauptaugenlosen Daphnien zu.* Aus diesen Versuchen kann gleichzeitig geschlossen werden, daß die ausgefallenen Leistungen (Einstellung der Körperachse und Bewegungssehen) von den Nebenaugen allein nicht geleistet werden können — denn diese waren bei den bisherigen Versuchen erhalten geblieben. Es bleibt zu untersuchen, ob die übrig gebliebenen Reaktionen (Verdunkelungs- und Belichtungsreaktionen, gerichtete Bewegung) auch nach Fortnehmen dieser Augen erhalten bleiben.

3. Untersuchungen an Daphnien ohne Nebenauge.

Über Struktur, Form, Lage und Entwicklung des Nebenauges befinden sich in der Literatur nur vereinzelte Angaben. Eine Bedeutung wird ihm nirgends beigelegt. Nach Leydig (1860) liegt der „schwarze Fleck des Gehirns" immer einem eigenen Fortsatz des Gehirns auf, welcher unpaar ist und von der die beiden Hirnlappen trennenden Furche abgeht. Größe und Form schwanken bei den verschiedenen Arten. Bei jungen Tieren (Embryonen) ist er paarig angelegt, die Hälften verschmelzen wie am zusammengesetzten Auge zu einem Körper. Da Leydig annahm, daß in dem schwarzen Gehirnfleck außer Pigmentablagerungen auch unzweifelhaft Kristallkörper vorhanden seien, stellte er ihn in Übereinstimmung mit Ehrenberg mit den Nebenaugen der Insekten in eine Linie. Bei *D. pulex* seien bei manchen Individuen in das Pigment des Fleckes Körper eingepflanzt, welche sehr an die Kristallkegel des wirklichen Auges erinnerten. C. Claus (1876) beschreibt das Nebenauge bei *D. pulex* als dreiblättrig, die Lappen seien nichts anderes als gangliöse Anschwellungen der Nerven und enthielten mehrere Kerne. Aus dem Pigmentfleck ragen Linsen in die Substanz hinein, was man am bestimmtesten an jungen Tieren konstatieren könne. W. Zenker (1851) schreibt dagegen über das Nebenauge: „Der schwarze Fleck besteht überall aus einer fein-

körnigen schwarzen Masse ohne Spur von Kristallinsen oder sonstiger Organisation . . . Er muß schon lange vor der Bildung der Hauptaugen gebildet sein und ist also das zuerst entwickelte Sinnesorgan.“ C. Hess widmet dem Nebenauge nur zwei Zeilen: „An der Spitze eines von hier (nämlich einer pilzhutförmigen Ausbuchtung des Gehirns) nach vorn unten verlaufenden spornartigen Auswuchses liegt das kleine als schwarzes Pünktchen sichtbare Nebenauge.“ Ob dieses Organ überhaupt als Sinnesorgan aufzufassen ist, erscheint also bisher nach seinem Bau nicht sicher erwiesen.

Während, wie eingangs schon betont, die Mondorfer Rasse ein etwas kleineres Nebenauge besitzt, dem Gehirn jedoch nicht so sehr nahe gelegen, ist der schwarze Fleck der kleineren Form aus dem botanischen Garten auf einem Zipfel des Gehirns sitzend stärker ausgebildet. Gerade wegen der Nähe des Gehirns schien eine Operation anfangs kaum möglich.

Abb. 13. *D. pulex* nach Wegnahme des Nebenauges. (Nach lebendem Präparat.)

Operation: Am 9. IX. 1926 wurde an den ersten 25 Tieren der Eingriff unternommen. Die Vorbereitungen dazu geschahen in gleicher Weise wie bei den Hauptaugenoperationen. Nachdem die Tiere festgelegt, wird genau auf den Fleck hin ein Einstich gemacht, derselbe vom Gehirn losgelöst und nun herauspräpariert. Wurde durch falschen Einstich das Gehirn verletzt, so zuckte das Tier zusammen und war nach kurzer Zeit tot. Das Hauptauge blieb zunächst erhalten. Auch zu dieser Operation eignete sich am besten die kleine *Pulex*-Rasse, von der wieder *Ephippial*-Weibchen am widerstandfähigsten waren. Von diesen 25 Tieren blieben 9 am Leben, erholten sich schnell, häuteten und vermehrten sich normal, so daß, äußerlich betrachtet, irgendeine Veränderung nicht wahrzunehmen war (siehe Abb. 13).

Untersuchungen über die Einwirkung von Licht- und Dunkelreizen auf die Herztätigkeit ergaben das gewohnte Bild:

N: 133	−9	N: 108	−7	N: 123	−10
H: 124		H: 101		H: 113	
D: 134	+10	D: 114	+13	D: 118	+5
H: 123	−11	H: 94	−20	H: 100	−18

Daß hier die Reaktion nicht so augenfällig ist, hat vielleicht seinen Grund in der an sich langsameren Herzarbeit dieser Tiere und scheint mir von sekundärer Bedeutung.

In der *Phototaxiswanne* verhielten sie sich genau wie Normaltiere. Desgleichen in dem runden Versuchsglas. Bei Änderungen der Licht-

richtung durch langsames Verschieben einer schwarzen Pappe von der Seite her fliehen sie wie die Vergleichstiere zur entgegengesetzten Seite und zwar in gerichteten Bewegungen. Auch der *Beschattungsreflex* trat bei allen angestellten Versuchen ein. Die vorgehaltene Bleistiftspitze wird nie berührt, gegen das vorgehaltene Deckglas rennen sie wie die normalen Tiere.

Die Einstellung des Rückens zum Licht ist vorhanden, doch schien sie bei einigen Tieren, vielleicht als Folge der Operation nicht so scharf ausgeprägt zu sein, was sich bei der Untersuchung auf den Lichtrückenreflex bestätigte. Während die Vergleichstiere immer wieder den Rücken der Lichtquelle zukehrten, wurde dieses sichere Verhalten bei den Tieren ohne Nebenauge nicht beobachtet. Diese drehten sich nämlich erst dann mit dem Rücken nach unten, wenn sie den Gefäßboden fast erreicht hatten und zwar in der Regel mehrere Male hintereinander. Ich möchte allerdings dieses etwas abweichende Verhalten mehr *als Folge der Operation,* nicht als Ergebnis des fehlenden Nebenauges auffassen. Buddenbrock machte eine ähnliche Beobachtung bei *Branchipus.* Tiere, denen er das Facettenauge weggenommen hatte, zeigten den Lichtrückenreflex beinahe normal, solche aber, denen er nur das Naupliusauge entfernte, ließen den Rückenreflex nur noch sehr schwach erkennen. Buddenbrock faßt dies als eine spezifische Leistung, bzw. Nichtleistung dieser beiden Arten von Augen auf. R. Demoll dagegen führt das auf eine Schädigung des Tieres zurück. Was die *allgemeine Erregbarkeit* betrifft, so konnte ein Unterschied zwischen den Tieren ohne Nebenauge und den Normaltieren nicht festgestellt werden.

Zusammenfassung: Auf Grund der angeführten Beobachtungen an nebenaugenlosen Daphnien darf zunächst behauptet werden, daß das Nebenauge an der Einstellung zum Licht und an dem Bewegungssehen mindestens nicht wesentlich beteiligt ist, da diese Reaktionen auch von den Hauptaugen voll geleistet werden. *Eine Entfernung des schwarzen Fleckes läßt eine nennenswerte Abweichung im Verhalten der Tiere nicht erkennen, so daß dem Nebenauge der Daphnien, als rudimentärem Organ, eine wesentliche Bedeutung im Leben dieser Tiere nicht mehr zuzukommen scheint.* Bezüglich der Phototaxis, des Belichtungs- und Beschattungsreflexes bleiben nunmehr noch zwei Möglichkeiten übrig, entweder diese Funktionen können in gleicher Weise vom Haupt- und Nebenauge allein geleistet werden oder keines dieser beiden Organe ist daran beteiligt. Darüber sollen die folgenden Versuche Aufschluß geben.

4. Untersuchungen an Daphnien ohne Haupt- und Nebenauge.

Es wurden deshalb im folgenden auch mit Tieren ohne Haupt- und Nebenauge entsprechende Versuche angestellt (siehe Abb. 14 u. 15).

Bei der Operation, die nur sehr wenige, ganz widerstandsfähige *Ephippial*-Weibchen der kleineren Art überstanden, verfuhr ich so, daß den

Tieren erst das Nebenauge und nach einigen Tagen der Erholung auch das Hauptauge weggenommen wurde. Beide Eingriffe zugleich ausgeführt überlebte nur ein Tier (siehe Abb. 15), welches übrigens auch zwei, bei der photographischen Aufnahme kurz hintereinander vorgenommene Chloroformnarkosen gut überstand.

Die Bilder (Nr. 9, 10, 12, 13, 14, 15) sind von lebenden Tieren aufgenommen. Die Daphnien wurden kurz vor der Aufnahme in der Weise narkotisiert, daß zum Aquariumswasser in einem besonderen Zuchtgläschen einige Tropfen des Narkotikums (1 : 100) hinzugesetzt und die Tiere so lange darin gehalten wurden, bis sie ihre Bewegungen fast völlig einstellten. Nach der Aufnahme wurden sie im Uhrglasschälchen

Abb. 14. *D. pulex, beide* Augen sind wegoperiert. (Nach lebendem Präparat.)

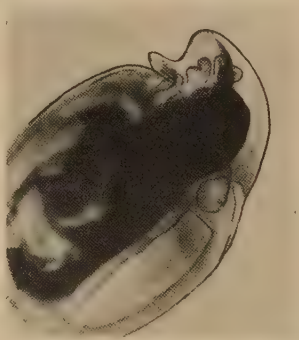

Abb. 15. *D. pulex, beide* Augen sind wegoperiert. (Nach lebendem Präparat.)

mit frischem Aquariumswasser abgespült und ins Zuchtgläschen zurückgesetzt.

Die Aufnahmen wurden mit der Apparatur des Bonner anatomischen Institutes gemacht, wofür dem Leiter, Herrn Prof. Sobotta, sowie der technischen Assistentin, Frl. Frimrey, auch an dieser Stelle bestens gedankt sei.

Das Herz war bei der Narkose in starker Diastole bei unregelmäßigen schwachen Systolen sehr träge in seiner Tätigkeit; nur von Zeit zu Zeit erfolgte eine sehr starke Systole. Das Ausmaß des Herzschlages war also während der Narkose sehr unregelmäßig. Von allen Tieren wurde die Narkose gut überstanden.

Bei einigen auf das Hauptauge operierten Tieren war, wie schon erwähnt, auch das Nebenauge wohl als Folge des operativen Eingriffs völlig verschwunden. Selbst bei starker Vergrößerung war keine Spur davon mehr zu entdecken. Während bei den ersten Versuchen nur drei Tiere zur Verfügung standen, konnte im Februar mit zehn sonst völlig normalen Tieren ohne Haupt- und Nebenauge experimentiert werden.

Die Wirkung der Licht- und Dunkelreize auf die Herztätigkeit trat bei allen völlig augenlosen Tieren prompt ein, z. B.:

N: 135	−14	N: 131	−13
H: 121		H: 118	
D: 134	+13	D: 133	+15
H: 121	−13	H: 120	−13

Der Belichtungs- und Beschattungsreflex, der ja bei vielen Tieren, so bei Schnecken, den Cirripedien, auch den Seeigeln von der diffusen Lichtempfindlichkeit der Haut — dem Hautlichtsinn — abhängig ist und mit einem spezifischen Lichtperzeptionsorgan nichts zu tun hat, ist auch bei völlig augenlosen Daphnien vorhanden. Ob bei *Daphnia* allerdings die Reaktion von einem Hautlichtsinn abhängig ist, soll dadurch noch nicht als erwiesen angesehen werden.

In der *Phototaxiswanne* sammelten sich alle gänzlich augenlosen Tiere immer wieder an der Lichtseite. *Gegen Berührungs- und Erschütterungsreize zeigten sie eine hochgradige Erregbarkeit.* Alle diese Reaktionen sind also in keiner Weise von den Augen abhängig. Die Einstellung der senkrechten Körperachse zur Lichtquelle, der Lichtrückenreflex, fehlte.

Das Erhaltenbleiben der Lichtempfindlichkeit bei den der Augen beraubten Tieren ließ nun ferner die Prüfung ihrer Reaktion gegen *Licht von verschiedener Wellenlänge* besonders interessant erscheinen, nachdem wir über die Reaktion normaler Daphnien im Spektrum und gegen monochromatisches Licht der verschiedenen Spektralteile durch die Versuche von Hess (1909—1919), v. Frisch und Kupelwieser (1913), Becher (1918—1923) und Koehler (1924) ziemlich gut orientiert sind.

Die Untersuchungen gingen von der Frage nach dem Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere aus. Während ja von Hess eine Qualitätswirkung des Lichtes, also jegliche spezifische Wirkung der verschiedenen Wellenlängen und damit einen Farbensinn den Wirbellosen nicht zugestand und somit das Verhalten dieser Tiere farbigem Licht gegenüber nur auf Rechnung der Intensität setzte, hat besonders v. Frisch die spezifische Wirkung gewisser Strahlenarten festgestellt und hält deshalb das Vorkommen eines Farbensinns auch bei Wirbellosen für erwiesen. Für die Daphnien hat Becher (1918—1923) in wiederholten Untersuchungen gezeigt, daß die von ihm beobachteten Tiere sich keineswegs wie ein total farbenblinder Mensch verhielten. E. Peters (1926), der an Bechers Versuche anknüpfte, schloß aus seinen Ergebnissen, daß neben der Intensität auch die Qualität des Lichtes empfunden würde — also ein Farbensinn vorhanden sei.

Nach den bisherigen Leistungen der augenlosen Tiere konnte die verschieden starke Reizwirkung verschiedener Spektralteile kaum überraschen. Wurde auf die Breitseite eines planparallelen Glastroges das ganze Spektrum gleichzeitig projiziert und den Tieren zur räumlichen

Auswahl dargeboten, so sammelten sich sowohl die normalen Vergleichstiere als auch die operierten stets im Gelb-Grün an. Auch bei der Wechselbelichtungs- oder Sukzessivmethode (Hess 1919), bei der nacheinander durch einen schmalen Spalt die verschiedenartigen Lichter in das Gefäß geworfen wurden, konnte ein abweichendes Verhalten der augenlosen Tiere nicht festgestellt werden.

Die Tiere befanden sich auch hier zunächst in der Kuvette zerstreut, die vor dem Strahlenbündel des Spektrums und einer mit einem schmalen Spalt versehenen schwarzbeklebten Glasplatte stand. Als Lichtquelle diente eine Bogenlampe. Wurde nun der Spalt so verschoben, daß etwa ein Teil des Gelb- oder Grünbereiches in den Trog geworfen wurde, so sammelten sich die Tiere deutlich darin an, während sie sich bei Verdunkelung des Spaltes wieder zerstreuten. Bei Verwendung des roten oder blauen Teiles war eine Ansammlung kaum zu erkennen. Die Wirkung des violetten Teils konnte bei dieser Anordnung nicht mit Sicherheit beobachtet werden.

Als Ergebnis dieser Versuchsreihe sei nur festgehalten, daß ebenso wie normale *auch völlig augenlose Daphnien dem gelben oder grünen Teile des Spektrums schneller entgegeneilen als jeder anderen Farbe.*

An dieser Stelle sei dem Direktor des Bonner physikalischen Instituts, Herrn Prof. Konen, herzlichst gedankt, der mir in liebenswürdigster Weise die für diese Versuche nötigen Apparate zur Verfügung stellte, desgleichen den Herren Dr. Mecke und Dr. Frerichs, die mich bei der Versuchsanordnung bereitwilligst unterstützten.

Das Verhalten der augenlosen Daphniden im Ultraviolett soll im folgenden untersucht werden.

Die bisherigen Ergebnisse mit normalen Daphnien lassen sich etwa dahin zusammenfassen, daß die U-V-Strahlen im allgemeinen eine scheuchende Wirkung auf diese Tiere ausüben. Erwähnt seien nur die eindeutigen Versuche Bechers, bei denen die Daphnien das U-V-Lichtfeld räumten, indem sie unbeweglich und wie gelähmt absanken. Wohl auf alle Formen lebendiger Substanz übt das kurzwellige U-V-Licht eine sehr starke photochemische Wirkung aus (Hertel 1904/05). Lubbock, der wohl als erster darauf hinweist, fand allerdings, daß helladaptierte Tiere es unter Umständen auch aufsuchen und zwar dann, wenn ihnen ein anderes Licht nicht zur Verfügung steht. Desgleichen will v. Buddenbrock eine Adaptation der Tiere an U-V-Strahlen festgestellt haben. Loeb und v. Herwerden (1914) betonen dagegen die schädigende Wirkung des U-V-Lichtes auf Daphnien. Während einerseits der Gedanke an die Schmerzerregung des U-V die Vermutung nahelegt, daß die U-V-Strahlen überhaupt nicht gesehen zu werden brauchen, sondern ihre Wirkung, wie Graber betont, zum Teil wenigstens auch auf einer Affizierung der Haut, bzw. auf chemischen Vorgängen beruhen könnte, läßt

schon Lubbock die außerordentliche Empfindlichkeit ausschließlich durch die Augen vermittelt sein. Die Ansicht von Hess, die auch in die Tierphysiologie von Stempell und Koch (Jena 1916) aufgenommen wurde, daß das Sehen der Daphnien bei U-V-Licht darauf beruhe, daß letzteres die optischen Medien der Augen fluoreszieren lasse und die Tiere dann dieses Fluoreszenzlicht sehen, ist von Becher widerlegt worden. Allerdings nimmt auch Becher die Wahrscheinlichkeit an, daß der für die Schwimmreaktion maßgebende Einfluß der U-V-Strahlen durch das Auge erfolge. Doch läßt er die Frage offen, ob es sich um eine farbenartig spezifizierte Lichtwahrnehmung oder um einen Blendungsschmerz handele. Er deutet die U-V-Scheu der Daphnien biologisch. Sie stehe mit ihren Höhen- und Tiefenwanderungen im Zusammenhang. „Bei Sonnenschein, wenn U-V-Licht durchdringt, lassen sich die Tiere in lichtsichere Wasserschichten sinken." Endgültig bewiesen schien die Frage nach dem Aufnahmeorgan für U-V durch die Untersuchung v. Herwerdens (1914), die zunächst ein parthenogenetisches Weibchen ohne Auge fand, mit dem sie einige Versuche mit der Heraeus-Quecksilberlampe anstellte. Während die normalen Tiere negativ phototaktisch wurden — Fluchtbewegungen ausführten — trat bei dieser augenlosen Daphnie eine Fluchtbewegung nicht ein. Weiteren vier Tieren zerstörte sie mit einer feinen glühend heißen Stahlnadel das Auge. Bei einem war das Pigment des Auges teilweise in Bröckchen zerfallen, bei den anderen drei „nur die Bewegung des Auges gänzlich aufgehoben". Vor dem Auge hatte sich ein ausgedehntes Leukocyteninfiltrat gebildet. Keines dieser Tiere verhielt sich der Heraeus-Lampe gegenüber negativ phototaktisch. v. Herwerden kommt auf Grund dieser Beobachtungen zu dem Schluß, daß das Daphnienauge im Gegensatz zum menschlichen Auge U-V-Strahlen zu rezipieren vermöge. Koehler erblickt in den Untersuchungen v. Herwerdens „den klaren Beweis, daß *D. pulex* die U-V-Strahlen mit dem Auge wahrnimmt." Auch E. Peters (1926) schließt nach seinen Befunden, daß, da *Peracantha* und *Scapholeberis* für U-V-Strahlen positiv phototaktisch sind, kein Grund vorliege zu der Annahme, daß diese Strahlen bei ihnen anders wirken als die Strahlen des gewöhnlichen sichtbaren Lichtes. Er glaubt im Gegenteil annehmen zu müssen, daß U-V von diesen Tieren als Licht gesehen wird. Damit würde auch wahrscheinlich, daß auch die verwandten U-V-scheuen Arten (*Daphnia*, *Sida*, *Polyphemus*) diese Strahlen mit ihren Augen sehen.

5. Verhalten völlig augenloser Daphnien (D. pulex) gegen U-V.

Die zehn völlig normal sich bewegenden augenlosen Tiere befanden sich im Dunkelzimmer in einem runden 15 cm hohen mit Aquariumswasser gefüllten Standzylinder von 7 cm Durchmesser. Beleuchtet waren sie zunächst nur von oben mit 50kerziger Osrambirne im Abstand von 50 cm. In gleichmäßigen Hüpfbewegungen schwammen die Tiere im

oberen Drittel des Gefäßes, ab und zu sich etwas sinken lassend, um dann wieder nach oben zu schwimmen. Wurde nun neben der ersten Birne eine zweite von gleicher Stärke eingeschaltet, so sammelten sich alle Tiere sofort mit verstärkten Schwimmbewegungen nahe der Oberfläche an. Ein Kontrollgefäß mit normalen Tieren diente zum Vergleich. Wurde die zweite Birne ausgeschaltet, so ließen die Bewegungen aller Tiere etwas nach. Ein Unterschied im Verhalten der normalen und augenlosen Daphnien bestand nicht.

Wurde nun statt der zweiten Birne eine Heraeus-Quarz-Quecksilberlampe angeschaltet, so schwammen alle Tiere ausnahmslos, auch die operierten, aktiv nach unten, sie ließen sich also nicht etwa infolge Aufhörens der Schwimmbewegung sinken. Die operierten Tiere führten besonders erregte „schmerzhafte" Taumelbewegungen auch noch am Boden des Gefäßes aus. Wurde nun eine Schwerstflintplatte, die alle U-V-Strahlen absorbierte, über den Zylinder gebracht, und die zweite Osrambirne wieder angeschaltet, so hörte die beschriebene Reaktion sofort auf und alle Tiere schwammen wieder nach oben. Dieser Versuch wurde mehrmals wiederholt mit dem gleichen Ergebnis: *Ultraviolettes Licht übt auch auf völlig augenlose Daphnien eine scheuchende Wirkung aus.*

Becher (1921—1924) hatte bei entsprechender Versuchsanordnung die Tiere gewissermaßen mit einer „Ultraviolettnadel" abgetastet und festgestellt, daß weder von der Haut aus noch etwa vom Gehirn oder durch Bestrahlung des Naupliusauges eine „Blicksenkungsreaktion" hervorgerufen werden konnte, sondern eine solche lediglich bei Bestrahlung des Komplexauges eintrat. Er schloß aus diesem Befund, daß das Hauptauge zweifellos selbst die Reizpforte für seine Bewegungsreaktion bilde und daß daher auch wohl der für die Schwimmreaktion maßgebende Einfluß der U-V-Strahlen durch das Auge erfolge.

Aus dem Verhalten der von mir untersuchten gänzlich augenlosen Tiere darf ich dagegen den Schluß ziehen, daß *auch die durch U-V-Strahlen veranlaßten Bewegungen nicht oder zum mindesten nicht allein durch die Augen vermittelt werden.* Allerdings war, wie noch einmal hervorgehoben sei, die von mir beobachtete Reaktion der Daphnien eine andere wie in Bechers Versuchen: Die Tiere sanken nicht „wie gelähmt" ab, sondern flohen mit aktiven Bewegungen in die Tiefe.

Zusammenfassung.

Die fein geregelte Phototaxis der Daphnien im Laboratoriumsversuch weist auf eine große Abhängigkeit von der Beleuchtung auch in ihrem normalen Lebensraum hin.

Zu dem bisher Bekannten wurde ergänzend festgestellt:

Neben der Schwerkraft wird das Licht bei *D. pulex* zur Orientierung im Raum und zur Einstellung der Körperachse („Lichtrückenreflex") benutzt.

D. pulex verhält sich unter sonst gleichen Bedingungen bei seitlicher Belichtung anders als bei Beleuchtung von oben. Je nach der Richtung

des einfallenden Lichtes kann sich *D. pulex* bei gleichem Adaptationszustand entweder negativ oder positiv verhalten.

Die Ruderbewegungen der Daphnien befinden sich in strenger Abhängigkeit vom Licht im Sinne eines Phototonus.

Die allgemeine Bedeutung des Lichtes für das Stoffwechselgeschehen ergibt sich aus folgenden Punkten:

Lichtentzug beeinflußt sowohl die Eiquantität als auch die Eiqualität ungünstig, die Zahl der Nachkommen wird herabgesetzt, es kommt zur Bildung von Abortiveiern.

Lichtabschluß verhindert eine Färbung bei *D. pulex*, er fördert dagegen das Größenwachstum.

Licht fördert die Verarbeitung der Nährstoffe, Dunkelheit hemmt sie; desgleichen beschleunigt das Licht den Aufbau des Fettes, Dunkelheit hemmt ihn. Lichtentzug führt zu Störungen auch in der Ausnutzung des Reservefettes.

Herzschlag und Stoffwechsel scheinen auch bei Daphnien in engem Zusammenhang zu stehen.

Der Herzschlag der Daphnien wird durch Wechsel der Lichtintensität beeinflußt und zwar tritt stets auf Verminderung eine Beschleunigung, auf plötzliche Lichtzunahme eine Verlangsamung des Herzschlages ein.

Ein nur das Hauptauge treffender Lichtreiz hat keinen Einfluß auf die Herztätigkeit, dagegen tritt bei plötzlicher Belichtung des Herzens oder etwa auch des Hinterendes allein bei normalen Tieren stets eine Verlangsamung der Herztätigkeit ein.

Bei länger dauerndem Lichtreiz klingt seine Wirkung verhältnismäßig rasch ab.

Die an *augenlosen* Daphnien angestellten Versuche ergaben folgende Resultate:

Auch bei haupt-, neben- und völlig augenlosen Daphnien ergibt Belichtung stets eine Verlangsamung, Verdunkelung immer eine Beschleunigung der Herztätigkeit. Auch hier handelt es sich nicht um eine dauernde Abhängigkeit des Herzrhythmus von der jeweiligen Lichtintensität, sondern um eine bald abklingende Reizerscheinung.

Verdunkelungs- und Belichtungsreaktionen und gerichtete Bewegung in einem Lichtgefälle kommen auch den *hauptaugenlosen* Daphnien zu.

Auch die hauptaugenlosen Daphnien sammeln sich jedesmal in ihrem jeweiligen Lichtoptimum. Eine zum Licht gerichtete Bewegung ist also unabhängig von dem „Augenantennenapparat" möglich; sie kommt dann in ähnlicher Weise zustande wie bei nichtbilateralsymmetrischen Organismen.

Eine bestimmte Einstellung der Körperachse zum Licht erfolgt bei hauptaugenlosen Daphnien weder bei Belichtung von unten („Lichtrückenreflex") noch bei seitlicher Beleuchtung.

Eine Entfernung des Nebenauges läßt eine nennenswerte Abweichung im Verhalten der Tiere nicht erkennen, so daß dem Nebenauge der Daph-

nien, als rudimentärem Organ, eine wesentliche Bedeutung im Leben dieser Tiere nicht mehr zuzukommen scheint.

Völlig augenlose Daphnien reagieren auf Licht- und Schattenreize, desgleichen zeigen sie gegen Berührungs- und Erschütterungsreize eine hochgradige Erregbarkeit. In der Phototaxiswanne sammeln sich auch alle gänzlich augenlosen Tiere immer wieder an der Lichtseite an. Die Einstellung der senkrechten Körperachse zur Lichtquelle, der Lichtrückenreflex, fehlt.

Über das Verhalten völlig augenloser Daphnien im *Licht von verschiedener Wellenlänge* ergab sich, daß auch diese Tiere dem gelben oder grünen Teile des Spektrums schneller entgegen eilen als jeder anderen Farbe.

Ultraviolettes Licht übt auf völlig augenlose Daphnien eine scheuchende Wirkung aus. Es braucht also auch normalerweise die Wirkung der U-V-Strahlen nicht durch die Augen zu gehen.

Literatur.

Alverdes, Fr. (1923/24): Über den Gesichtssinn von *Daphnia*. Biol. Zentralbl. **43.** — Ders. (1924): Biol. Beobachtungen u. Experimente an einigen Süßwasserarthropoden. Zool. Anz. **58.** — Ders. (1924): Das Verhalten positiv phototaktischer Daphnien gegen eine doppelte Lichtquelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. **123.** — **Bandler, V.** (1894): Wirkung des elektr. Stromes und von Herzgiften auf das Daphnienherz. Arch. f. pathol. u. Pharmakol. **34.** — **Bauer, V.** (1909): Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Zentralbl. **29.** — Ders. (1910): Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **133.** — Ders. (1912): Über die Ausnutzung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **13,** H. 4. — Ders. (1921): Wie ernähren sich die Wasserflöhe? Allg. Fischerei-Ztg. Nr. 3. — **Becher** (1918—1923): Neue Versuche zum Problem des Licht- und Farbensehens der Daphnien mit gleichzeitiger Demonstration. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. **25—28.** — Ders. (1923): Über Sinnesempfindlichkeit für extremes U-V bei Daphnien. Ebenda **28.** — **Benecke-Jost** (1923): Pflanzenphysiologie **2,** 4. Aufl. Jena: Fischer. — **Bert, P.** (1878): Influence de la lumière sur les etres vivants. Rev. scient. **42.** — **Bethe, A.** (1926): Vergl. Phys. der Blutbewegung. Handb. d. norm. pathol. Phys. **7,** 2. Hälfte. — **Bozler** (1925): Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **3,** H. 2. — **Brehm, V.** (1902): Zusammenfassung, Verteilung und Periodizität des Zooplanktons im Achensee. Zeitschr. d. Ferdinandeums f. Tirol u. Vorarlberg 3. Folge, 36. H. — **Buddenbrock, W. v.** (1915): Die Tropismentheorie von J. Loeb. Biol. Zentralbl. **35.** — Ders. (1922): Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland **15.** — **Burckhardt, G.** (1910/11): Zur Kontroverse zwischen Bauer und Loeb über Phototaxis des Planktons. Internat. Rev. **3.** — Ders. (1910/11): Hypothesen und Beobachtungen über die Bedeutung der vertikalen Planktonwanderung. Ebenda. — **Chassanowitz, J.** (1872): Über den Einfluß des Lichtes auf die Kohlensäureausscheidung im tierischen Organismus. Inaug.-Diss. Königsberg. — **Claus, C.** (1876): Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. f. wiss. Zool. **27.** — **Cunnington, W. A.** (1903): Studien an einer Daphnie, *Simoceph. sima*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **37** (30. Bd. neue Folge), 3. H. — **Demoll, R.** (1917): Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig: Vieweg u. Sohn. — **Eckhardt, C.** (1867):

Mitteilung einiger die Herzbewegung betreffender Tatsachen. Beitr. zur Anat. u. Physiol. von C. Eckhardt **4**, 1. H. — **Ehrhard, H.** (1913): Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes der Daphniden. Biol. Zentralbl. **33**. — **Engelmann, Th. W.** (1882): Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **29**. — **Ewald, F. W.** (1910): Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. Biol. Zentralbl. **30**. — Ders. (1914): Versuche zur Analyse der Licht- u. Farbenreaktionen eines Wirbellosen (*D. pulex*). Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **48**, 2. Abt. — **Eyden, Dora** (1923): Specific Gravity as a Factor in the vertical Distribution of Plancton. Proc. of the Cambridge Philos. Soc., Biol. Sect. **1**. — **Fischel, A.** (1908): Untersuchungen über vitale Färbung von Süßwassertieren, insbes. bei Cladoceren. Internat. Re. vd. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **1**. — **Franz, V.** (1913): Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreich und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **33**. — Ders. (1910): Phototaxis und Wanderung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **3**. — **Frisch, v.** und **Kupelwieser** (1913): Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biol. Zentralbl. **33**. — **Fritzsche, H.** (1917—1920): Studien über Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bei *D. magna*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **8**. — **Fubini** (1876): Über den Einfluß des Lichtes auf das Körpergewicht der Tiere. Untersuch. z. Naturl. des Menschen u. d. Tiere von Moleschott **11**. — **Gicklhorn, Jos.** und **Keller, Rud.** (1926): Neue Methoden der elektiven Vitalfärbung zwecks organspez. Differenzen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool. **127**, H. 2. — **Graber, V.** (1883): Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I **87**, H. 4. — **Gruber, K.** (1913): Das Problem der Temporal- u. Lokalvariation der Cladoceren. Biol. Zentralbl. **33**. — **Haack, M.** (1917—1920): Zur äußeren Morphologie einiger Daphniden. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **8**. — **Hertel, E.** (1904): Über die Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirkenden Strahlen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **4**. — **Herwerden, M. A. van** (1914): Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen. Biol. Zentralbl. **34**. — **Hess, C.** (1910): Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **136**. — **Hess, C. v.** (1913): Gesichtssinn. Winterstein: Handb. d. vergl. Physiol. **4**. — **Hesse, R.** (1924): Tiergeographie auf ökol. Grundlage. Jena: Fischer. — **Hesse-Doflein** (1914): Tierbau und Tierleben. B. G. Teubner. — **Jesionek, A.** (1910): Lichtbiologie. Braunschweig: Vieweg u. Sohn. — **Kammerer, P.** (1926): Karpfen und Daphnienschwärme. Blätter f. Aquar.- u. Terrar.-Kunde Jg. 37, Nr. 16. — **Kapterew** (1910): Experimentaluntersuchungen über die Frage von Einflüssen der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Zentralbl. **30**. — **Keeble, M. A.** und **Gamble, F. W.** (1900—1905): Hippolyte varians, a study in couleur-change. Quart. Journ. of microscop. science **43**. — **Knoll, Ph.** (1893): Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III, **102**. — **Koehler, O.** (1924): Über das Farbensehen von *D. magma* Str. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **1**. — **Laksmana, Rao.** (1925): Quantitative Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung von *Lythrum Salicaria*. Jahrb. f. Botanik **64**. — **Leydig** (1860): Naturgeschichte der Daphniden (Tübingen). — **Loeb, J.** (1906): Über die Erregung positiven Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure und von negativem Heliotropismus durch U-V-Strahlen. Arch. f. d. ges. Physiol. **115**. — Ders. (1908): Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Zentralbl. **28**. — Ders. (1913): Die Tropismen. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. **4**. — **Lubbock, J.** (1884): On the sense of color among some of the lower animals.

Journ. of the Linnean Soc. **17.** — **Mast, S. O.** (1921): Reaktions to light in the larvae of the ascidiens amaroucium constellatum. Journ. of exp. Zool. **34.** — **Menke, H.** (1911): Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel. Arch. f. d. ges. Physiol. **140.** — **Moleschott** (1881): Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere **12.** — Ders. (1885): Über den Einfluß des Lichtes auf die Menge der vom Tierkörper ausgeschiedenen Kohlensäure. Mittelhöfers Wien. med. Wochenschr. **43.** — **Nagel, W. A.** (1894): Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Biol. Zentralbl. **14.** — Ders. (1896): Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena: Fischer. — **Naumann, E.** (1925): Die Zucht von *D. magna* Str. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. 9. — **Neuberg, C.** (1910): Biochem. Zeitschr. **29,** 279. — **Nordqvist, O.** (1910/11): Über das Eindringen des Lichtes in von Eis und Schnee bedeckte Seen. Ebenda. — **Oltmanns, Fr.** (1917): Über Phototaxis. Zeitschr. f. Botanik 9. Jg., H. 5. — **Ostwald, W.** (1903): Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der „inneren Reibung des Wassers" für dieselbe. Plöner Forschungsber. **10.** — **Papanicolau, G.** (1910): Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden Biol. Zentralbl. **30.** — Ders. (1910): Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Ebenda. — **Peters, E.** (1926): Vergl. Untersuchungen über den Lichtsinn einheimischer Cladocerenarten. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **43,** H. 1. — **Pütter, A.** (1911): Vergl. Physiol. Jena: Fischer. — **Radl, Em.** (1901): Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Zentralbl. **21.** — Ders. (1903): Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig: W. Engelmann. — **Raum, J.** (1889): Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über den Einfluß des Lichtes auf Bakterien und auf den tierischen Organismus. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. **6.** — **Rijnberk, G. v.** (1906): Über den durch Chromatophoren bedingten Farbwechsel der Tiere. Ergebn. d. Physiol. 5. Jg. — **Ruttner, Fr.** (1905): Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten. Plöner Forschungsber. **12.** — Ders. (1909): Über tägliche Tiefenwanderung von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **3.** — **Stempell** und **Koch** (1916): Tierphysiologie. Jena: Fischer. — **Storch, O.** (1924): Morphologie und Physiol. des Fangapparates der Daphniden. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. **6.** — Ders. (1925): Cladocera. Biol. d. Tiere Deutschlands. Lief. 15, Teil 14. Berlin. — Ders. (1925): Der Phylopoden-Fangapparat. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. — **Strasburger, F.** (1878): Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschr. f. wiss. Zool. **5.** — **Uexküll, J. v.** (1911): Vergl. Sinnesphys. Untersuchungen II. Zeitschr. f. Biol. **34.** — **Weber, R.** (1923): Die Chromatophoren von *Lima agrestis* L. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **40.** — **Wwedensky** (1879): Bull. de l'acad. des sciences a Petersb. — **Weismann, Aug.** (1876): Zur Naturgeschichte der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. **27.** — Ders. (1879): Über die Schmuckfarben der Daphniden. Ebenda **30.** Suppl. — **Werner, O.** (1926): Reizphysiologische Untersuchungen an Planarien in ultraviolettem Licht. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **43,** H. 1. — **Wiesner, J.** (1901): Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biol. Zentralbl. **21.** — **Woltereck, R.** (1920): Variation und Artbildung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **9.** — Ders. (1925): Notizen zur Biotypenbildung bei Cladoceren. Ebenda **14.** — **Yerkes** (1900): Reaktion of *Daphnia pulex* to light and heat. Americ. Journ. of Physiol. **4.** — **Zenker, W.** (1851): Physiologische Bemerkungen über die Daphniden. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med.

LEBENSLAUF.

Ich, Hermann Schulz, evangelischen Bekenntnisses und preußischer Staatsangehörigkeit, wurde am 21. III. 1900 zu Dortmund i. Westf. geboren als Sohn des Eisenbahn-Stationsassistenten Karl Schulz und seiner Ehefrau Emma, geb. Holtmann. Nach 5jähriger Volksschulzeit besuchte ich das humanistische Gymnasium zu Bad Dürkheim i. d. Rheinpfalz bis zur Obersekundareife, um, nach einer Seminarausbildung von Ostern 1917 bis Ostern 1920 in Lüdenscheid i. Westf., mit $^1/_2$jähriger Unterbrechung durch die Militärzeit, die erste Lehrerprüfung abzulegen. Nachdem ich 13 Monate im Schuldienst in Gelsenkirchen tätig gewesen war, begann ich Ostern 1921 mein Studium in Bonn. Ostern 1922 machte ich daselbst das Turn- und Sportlehrerexamen, studierte anschließend zwei Semester an der Deutschen Hochschule für Leibesübungen in Berlin und widme mich seit Sommersemester 1923 der Biologie, Erdkunde und den Leibesübungen in Bonn, nachdem ich Ostern 1923 die Ergänzungsprüfung erledigt hatte.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.